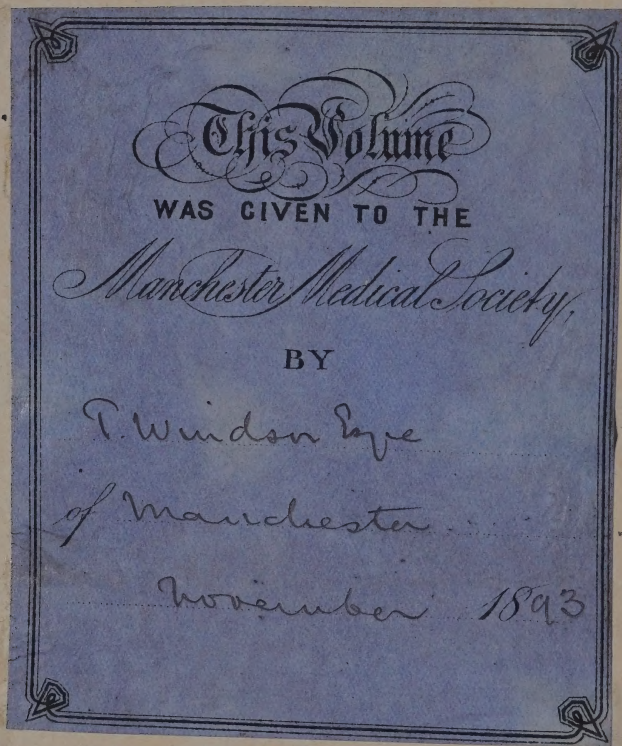




22502813453



ONDERZOEKINGEN

GEDAAN IN HET

PHYSIOLOGISCH LABORATORIUM

DER

UTRECHTSCHЕ HOOGESCHOOL.

UITGEGEVEN

DOOR

F. C. DONDERS EN Th. W. ENGELMANN.

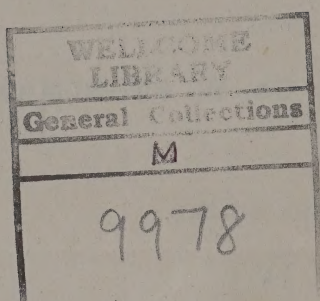
DERDE REEKS.

IV.

(4 plates)



UTRECHT,
W. F. DANNENFELSER.
1877.





I N H O U D.

Bladz.

I. Korte beschrijving van eenige werktuigen en toestellen tot de collectie van het Physiologisch Laboratorium en het Ned. Gasthuis voor Ooglijders behoorende . . .	1
II. Proeve eener genetische verklaring der oogbewegingen, door F. C. Donders	31
III. Ueber die Verwendung von Kopfbewegungen bei den gewöhnlichen Blickbewegungen, von Dr. E. Ritzmann. Hierzu Taf. I	95
IV. Die Directionskreise des Blickfeldes, von Dr. F. Küster. Hierzu Taf. II.	114
V. Ueber Degeneration von Nervenfasern. Ein Beitrag zur Cellularphysiologie, von Th. W. Engelmann. Hierzu Taf. III.	181
VI. Bijdrage tot de Biologie der Infusoria, door J. van Rees. (Met plaat IV).	205
VII. Ueber das leben der Bacterien in Gazen, von Dr. Carl Grossmann und Dr. Mayerhausen.	245
VIII. Vergleichende Untersuchungen zur Lehre von der Muskel- und Nervenelectricität, von Th. W. Engelmann. .	281
IX. De grenzen van het gezichtsveld, in verband met die van het netvlies, door F. C. Donders.	325
X. Bepalingen betreffende het gezichtsveld bij eenige zoogdieren, door Dr. Grossmann en Dr. Mayerhausen. .	351



**KORTE BESCHRIJVING VAN EENIGE WERKTUIGEN
EN TOESTELLEN TOT DE COLLECTIE VAN HET
PHYSIOLOGISCH LABORATORIUM EN HET NED.
GASTHUIS VOOR OOGLIJDERS BEHOORENDE. 1)**

I. MIKROSKOPIE.

1. Vochtige kamer voor mikro-biologisch onderzoek. Engelmänn. *Onderz. Labor.* Serie II. Dl. I. bl. 140. Metalen kastje van 80 mm. lengte, 40 mm. breedte, 7 mm. hoogte, 8 mm. wanddikte, bodem een glazen plaat. Deksel met centrale opening van 15 mm. middellijn, dat van binnen door een dekglas luchtdicht gesloten is. Druppel met object komt op de ondervlakte van het dekglas. Eenige druppels water op den glazen bodem houden de kamer vochtig. Het deksel wordt door twee metalen veëren tegen de bovenvlakte der kamerwanden aangedrukt. Wanneer het op hermetische afsluiting aankomt, worden de randen van het deksel onder met vet bestreken.

1) Deze beschrijving van alhier geconstrueerde of gewijzigde werktuigen werd gemaakt ten behoeve van den *Catalogus der Loan Exhibition of scientific Apparatus* in het South Kensington Museum, geopend den 1 April 1876, waarvoor zij werden afgestaan, en voorts, vooral ten behoeve van hen, die zich in het gebruik daarvan willen oefenen, hier opgenomen.

Donders.

In elk van de beide korte zijwanden der kamer opent zich een metalen buisje van 30 mm. lengte, 4 mm. dikte, dienende voor *toe- en afvoer van gassen*.

Om den invloed van *electrische stromen* op het object, dat zich in de met lucht of een ander gas gevulde vochtige ruimte bevindt, te kunnen nagaan, dient een bijzonder *deksel van hard caoutchouc*, voorzien met twee metalen klemschroeven, waarin de geleiddraden worden bevestigd. Van elk der klemschroeven loopt op de ondervlakte van het deksel een bewegelijke platina-draad naar den druppel.

Om den invloed van *temperatuurs-veranderingen* en hogere warmtegraden te kunnen onderzoeken, dient een soortgelijk deksel, maar met een enkelen, de twee klemschroeven onder verbindenden, door den druppel heenloopenden platina-draad. Deze wordt door een galvanischen stroom verwarmd. Door intensiteit en duur van den stroom te wijzigen, kunnen temperatuurs-schommelingen van willekeurige grootte en snelheid in het praeparaat worden voortgebracht. Om het verdampen bij verwarming van den druppel te voorkomen, wordt deze ook van onderen met een dekglas bedekt.

II. REGISTREERENDE WERKTUIGEN.

2. *Chronoscopische stemvorken*. Stel van 4 stemvorken met 10, 25, 50 en 100 trillingen in de secunde, als chronoscopen te gebruiken: zij dragen een lang, zeer buigzaam, plat veertje, verplaatsbaar in zijn vlak en loodrecht op zijn vlak, zoodoende gemakkelijk op den cylinder te appliceeren.

3. *Stel van luchtkussens* (gewijzigd stethoscoop van König)
Donders, *Onderz. Physiol. Lab. Utr. Hoogeschool*. Serie II.

D. I. bl. 9.) Op den rand eener uitgeholde koperen schotel zijn twee veerkrachtige vliezen bevestigd, het buitenste bol, door de daartusschen bevatte lucht, het binnenste (onzichtbare) hol gespannen. Nabij den rand der schotel voert een buisje in de ruimte tusschen de vliezen. In het midden (of op verscheidene plaatsen) voert een buis in de ruimte tusschen den schotel en het binnenste vlies: zuigt men aan deze buis, dan legt dit vlies zich tegen den schotel, en sluit men nu de kleine opening, dan neemt, zoodra men nalaat te zuigen, de luchtruimte tusschen de vliezen den gewenschten vorm aan eener bi-convexe lens. Met twee elastische buizen voor de beide ooren zijn deze werktuigen voortreffelijke stethoscopen. De luchtkussens zijn overigens bestemd, om den indruk van bewegingen, (hartstoot, carotis-pols, ademhaling) te ontvangen en door luchttransport aan den cardiograaf mede te deelen.

4. Direct registreerende hefboompjes (groot model), aan looddraden bevestigd. Zeer lichte registreerende hefboompjes met stift (van aluminium of kurk), rustende op het bewegende voorwerp (contraheerende spier, fontanellen enz.). Twee hefboomjes, het eene met dubbel gebogen stift, aan hetzelfde statief bevestigd, kunnen twee bewegingen recht onder elkander op denzelfden cylinder registreeren, b. v. de contracties van boezem en kamer van kikvorschhart (zie Nuël. *Onderz. Labor.* Utrecht. Derde reeks, II bl. 292 en Pflüger's *Archiv.* B. IX S. 86.)

5. Controleur van het luchttransport, door luchtkussen, cacutchouc-buis en cardiograaf van Marey (Donders *Onderz. Labor.* ser. II. D. I bl. 13). Op een draaiende as is een excentrisch afgeslepene koperen schijf bevestigd, die eene onder haar geplaatste veer in beweging

brengt. Deze veer registreert hare bewegingen direct op een draaienden cylinder en drukt tevens op een luchtkussen, dat door een caoutchoucuis met een cardiograaf is verbonden. Laat men dezen cardiograaf nu onmiddelijk onder de veer op denzelfden cylinder registreeren, dan kan men de beide curven vergelijken: bij langzame draaiing zijn zij gelijk; met toenemende snelheid wordt het verschil grooter en grooter. Gewone trillingen der veer (na verwijdering der schijf) laten zich op gelijke wijze tegelijk direct en indirect registreeren (verg. de verkregene curven, eene imitatie van sommige physiologische).

6. Pansphygmograaf (Brondgeest), tot registreeren van ademhaling, hartstoot en pols van verschillende slagaderen vooral voor klinisch gebruik. *Onderz. Labor.* Serie III. D. II. Bl. 326.

Het kistje bevat:

1. Cylinder met inwendig raderwerk, door draaiing met de hand op te winden.
2. Twee sphygmographen van Marey om gelijktijdig ademhalingen en pols op den gezwartten cylinder te registreeren.
3. Een doosje pennen om, desverkiezende met inkt op wit papier te registreeren.
4. Een groot luchtkussen voor het registreeren der ademhaling, met lint om de borst of buik te bevestigen.
5. Een klein luchtkussen, met houten plaat en stift (hierdoor zeer gevoelig), in een beugel besloten, op hart of slagader te appliceeren.
6. Geglansd papier voor den cylinder.
7. Curven van ademhaling en pols, gelijktijdig met het werktuig verkregen.

III. BLOEDSOMLOOP EN ADEMHALING.

7. Schema van den bloedsomloop (bij het onderwijs). Een elastische zak met klapvliezen zuigt water op uit een vat. Bij herhaalde drukking op den zak worden golven òf in een glazen òf in een caoutchouc-buis gedreven, waarbij respectievelijk stootswijze of continueele uitvloeijing. Op een lange eenmaal omgebogene veerkrachtige buis wordt verder het gelijktijdig bestaan van stroom- en golfbeweging aangetoond en door twee veertjes op naast elkander gelegene plaatsen der buis de snelheid van voortplanting der golf geconstateerd, desverkiezende geregistreerd (ook met drukgingsverschillen). Verg. Donders, *Physiologie des Menschen*, Leipzig B. I S. 80. Tot auscultatie vóór en achter een verwijding geeft de buis tevens gelegenheid.

8. Schema der drukgingsverhouding bij de respiratie. Donders. (*Physiologie des Menschen*. Bd. I S. 403.) Een glazen cylinder (thorax) is aan de onderzijde gesloten door een elastisch vlies (middenrif), aan de bovenzijde door een stop met drie openingen: 1. voor een buis (trachea) met caoutchoucblaas (longen); 2. voor een manometer, communicerende met de ruimte van den cylinder; 3. voor een buis, om de spanning der lucht in den thorax te regelen. Deze spanning maakt men negatief, zooals zij in werkelijkheid is: de lucht dringt dan van buiten in de caoutchouc-blaas, en het middenrif wordt bol naar boven. Trekt men dit naar beneden (inademen), dan vermindert de drukking in de thorax-ruimte en de long wordt verder uitgezet: aan haren weerstand is de door den manometer aangewezen negatieve drukking gelijk. Dien weerstand kan men als positieve drukking meten,

door den manometer met de tracheaal-buis te verbinden en lucht in de thorax-ruimte toe te laten.

In plaats van een caoutchouc-zak kan men een versche long van hond of konijn gebruiken.

Het schema laat buiten de longen in den thorax een ruimte over, als bij het levende dier niet voorkomt: zij is echter van geen beteekenis, aangezien de drukking op den inwendigen borstwand daardoor niet gewijzigd wordt.

IV. SPIER- EN ZENUW-PHYSIOLOGIE.

9. *Electrische differentiaal-osmometer.* Engelmann. *Onderz. Labor.* Serie III. Dl. II. Bl. 365. Twee glazen vaten van vierkante doorsnede, op de elkander toegekeerde plaangeslepene vlakke met een ronde opening van 30 mm. diam. voorzien, bevatten ieder één electrode: een platinaschijf van 30 mm. middellijn. Tusschen beide glazen komt de cel: een plaanparallele plaat van hardcaoutchouc, voorzien van een dwarse doorboring van 30 mm. middellijn, die naar boven met een kort geelkoperen aanzetstuk communiceert, waarop een stijgbuis, manometer of iets dergelijks kan worden vastgeschroefd. — De vliezen of poreuse platen, wier electrisch-osmotische permeabiliteit men vergelijken wil, worden tusschen de cel en de beide glazen geplaatst, en het geheel door middel van twee koperen klemmen tegen elkander geschroefd. — Beide glazen en de cel worden nu met hetzelfde vocht gevuld. — Niet elastieke tusschenschotten (kleiplaten b. v.) dienen, om het lekken en breken te voorkomen, aan iedere zijde met een elastischen ring (b. v. van gutta-percha of dierlijke blaas) bedekt te worden. — Dunne, zeer buigzame vliezen, b. v. kikvorschhuid, worden tusschen twee zeefvormig doorboorde plaatjes van hardcaoutchouc ingesloten, ten einde het doorbuigen te voorkomen.

Het toestel dient tot demonstratie: 1° van het feit der electriche osmose, 2° van den specifieke invloed der membraan: uit het stijgen of dalen der vloeistof in de cel in verband met de richting van den galvanischen stroom blijkt, welke der beide tusschenschotten een grootere electriche-osmotische permeabiliteit bezit. — Door één der tusschenschotten weg te laten, kan het toestel in een gewonen osmometer worden veranderd.

10. Electroden met vochtige kamer voor physiologisch onderzoek. Donders. (*Onderz. Lab. ser. III. D. I. bl. 4*):

a. Onpolariseerbare, bestaande uit glazen buizen, nabij het dunne omgebogen einde voorzien met een gat, dat gesloten is door Cl Na houdende bevochtigde klei, in het onderste gedeelte van het buisje aanwezig: op die klei komt de zenuw te liggen. Het buisje is verder te vullen met een oplossing van sulphas zinci, waarin een staafje van geamalgameerd zink. 1. Vier dergelijke electroden aan standaard tusschen klem, reikende in een vochtige kamer van geslepen glas, twee voor een polariseerenden stroom, twee voor een prikkelenden stroom op de daarover zich uitstrekkende zenuw (vergel. Donders, *Onderz. Labor. Ser. III. D. I. bl. 4* en Pflüger's *Archiv. B. V. p. 3*). 2. Vier samengekoppeld met verstelbare distanties.

b. Gewone. Staafjes van zink of platina van verschillende vorm, in soortgelijke isoleerende glazen buisjes.

11. Kleine ronde spierkamer met onpolariseerbare electroden. Engelmann. *Archiv. Néerland. Tome XI. blz. 55*
Aanmerk. Bodem: een ebonietschijfje van 50 mm. middellijn. Deksel: een boven doorboord glazen klokje bestaande uit twee aan elkander sluitende zijhelften, waarvan een met een handvatje.

Electroden: twee knievormig gebogen glazen buisjes, wier vertikale arm den bodem der kamer doorboort en van boven met klei gevuld wordt, die met solutie van sulphas zinci is geïmpregneerd. Door den horizontalen arm wordt een geamalgameerd zinken staafje, waaraan een geleiddraad gesoldeerd is, in de klei gedrukt. De openingen van beide buizen in de kamer worden met keukenzoutklei bedekt. Er tusschen komt het praeparaat (hart, gastrocnemius etc.), wiens contractie (verdikking) geregistreerd worden kan door een met zijn as aan eenen looddraad bevestigd hefboompje, (verg. 4) dat door middel van een door de centrale opening in het deksel der kamer heengaand vertikaal aanzetstukje op het praeparaat rust. Het geheel is op een statief verplaatsbaar.

12. Gaskamer voor electro-physiologische proeven, in 't bijzonder op levende vliezen. Engelmann. *Onderz. Labor.* Serie III. Dl. II. bl. 9. Bodem der kamer: een op 3 voetjes rustende schijf van eboniet, van 13 ctm. middellijn, 1 ctm. dikte. Deksel: een glazen klok van 12 ctm. hoogte 11 ctm. middellijn, met breeden plat afgeslepen rand in een sleuf op de ebonietschijf rustende, boven met doorboorden hals, waardoor een thermometer kan ingebracht worden.

Op den bodem der kamer 6 klemschroeven, één voor één geleidend verbonden met corresponderende klemschroeven buiten op den zijrand der kamer.

In de ruimte tusschen de klemschroeven binnen de kamer komt de objectdrager, een ebonietplaat, voorzien met 1°. in het midden een vertikale klem, tot fixeeren van een hoefijzervormig kurken raampje, waarop het dierlijk vlies wordt uitgebreid, en 2°. aan elke zijde een glazen kolommetje ter bevestiging der electroden.

Tot afleiding der electriche stroomen van het praeparaat dienen kleine buisvormige onpolariseerbare electroden, aan looddraden bevestigd, elk door een zeer dunnen draad met een der klemschroeven verbonden.

De andere klemschroeven dienen tot toevoer van electriche stroomen, hetzij tot *prikkeling* hetzij tot *galvanische verwarming* van het object.

Twee knievormig gebogen glazen buizen, door den bodem in de kamer voerende, dienen tot *toe- en afvoer van gassen*.

13. Valhamer tot volkomen gelijkmatig sluiten van een galvanischen stroom. Engelmänn. Op een geelkoperen prismatisch, om een horizontale as draaibaar hefboompje schuift een van onderen met twee geamalgameerde koperpunten voorzien koperen omhulsel: de brug. Bij nederdrukken van een veer valt het hefboompje uit nagenoeg vertikalen stand neder en dompelt de brug in twee op een horizontale slede verschuifbare kwikbakjes, die met de batterij verbonden zijn. Een veertje belet het weder uitspringen der brug. — Snelheid van val te regelen door verplaatsing der brug langs het hefboompje en corresponderende verschuiving der kwikbakjes langs de horizontale slede.

Door de brug als *nevensluiting* te bezigen, kan men een stroom gelijkmatig *openen* (juister verzwakken).

Bevindt zich de brug in den primairen kring van een inductie-toestel, dan dient, om verontreiniging der kwikoppervlakte door den openingsvonk te voorkomen, de opening telkens op een andere plaats van den kring te geschieden, alvorens de brug uit de kwikbakjes weder uitgelicht wordt.

Het instrument kan gemakkelijk met één hand geregeerd worden.

14. Isochronoscoop. Donders. Een koperen hefboom draagt aan de eene zijde een registreerende veer en aan de andere zijde een stift. Bij het neerdrukken met de hand registreert de veer het moment, waarop de stift, in kwikzilver dompelende, een stroom (witte electroden) sluit. In verband met dit moment worden bij alle prikkelingsproeven de physiologische of psycho-physische effecten van dien stroom op denzelfden cylinder geregistreerd. Onder den hefboom liggen twee electro-magneten. Bij het sluiten van een stroom (groene electroden) trekken zij den hefboom naar beneden. Men maakt gebruik van dien stroom, of om vaste tijden, bijv. secunden, op den cylinder te noteeren, of om door gelijkmatige sluiting eene grootere gelijkmatigheid van den prikkelenden stroom (witte electroden) te verkrijgen dan door drukking met de hand mogelijk is: de gelijkmatige opening is dan door een veer onder den hefboom verzekerd.

15. Toestel tot bepaling van den elasticiteitscoëfficiënt der levende spieren. Donders. Vergel. van Mansvelt. *Over de elasticiteit der spieren.* 1860. Een vertikaal houten tafelblad, in een standaard met voetstuk op en neer schuivende, draagt aan de bovenzijde een verschuifbaar balkje en op zijn vlak twee uitgeholde knoppen, die de middelpunten zijn van twee graadbogen. Het aangezicht naar het profiel van het tafelblad gericht, leunt men met den schouder tegen een der uiteinden van den dwarsbalk en drukt den inwendigen condylus humeri zacht in een der uitgeholde knoppen. De humerus staat nu vertikaal; de voorarm wordt uitgestrekt, hetzij horizontaal op 0°, hetzij stijgende of dalende, en aan een om den pols bevestigden armband wordt met een draad een gewicht gehangen. Bij het doorknippen of verbranden van den draad — beter

nog bij het snel oplichten van 't gewicht — springt nu de voorarm van zelf op, en men leest af hoeveel graden.

Uit verschillende gegevens laat zich nu de lengte der spieren vóór en na het doorknippen en de werking der gewichten berekenen, en kan men dus de uitrekking van bepaalde spieren door bepaalde gewichten, bij verschillende graden van vermoeidheid, leeren kennen. — De eene rand van het tafelblad is voor de proef met den linker, de andere voor die met den rechter arm bestemd.

V. SPRAAK.

16. Spleet tot het aanblazen van den eigen toon der vocalen. Donders. Koperen tubus, eindigende in breede spleet met aanzetbuis te plaatsen op een soufflerie. De luchtstroom door de spleet op den rand der lippen gericht, doet, tijdens het zingen van een vocaal op verschillende tonen, den constanten eigen toon der mondholtte hooren, die den vocaal karakteriseert (zie Donders. Ueber die Natur der Vocale. *Holl. Beitr. zur Nat. u. Heilk.* Bd. I. S. 157).

VI. GEZICHT.

a. Physiologische dioptrica.

17. Een stel sphaerische glazen volgens het metrisch stelsel. Roulot. De dioptrische eenheid is een lens van één meter brandpuntsafstand, de dioptrie van Monoyer.

18. Dubbelbril tot bepaling der refractie, (*Handbuch der Augenheilkunde*. Saemisch und Graefe III. p. 50) Snellen. Een tooneelkijker in den vorm van een bril, bestaande uit een paar negatieve glazen van 1 duim brandpuntsafstand en daarvoor een paar positieve gla-

zen van 2 duimen afstand. Bij het uitschuiven wordt tevens een wijzer bewogen over eene schijf, waarop eene schaal is aangebracht, die, voor de verschillende graden van uitschuiving de breking van het systeem aangeeft.

Verkrijgbaar bij R. Jung, opticus, Heidelberg.

19. **Cylindrische glazen** (enkelvoudig cylindrische, bicylindrische en sphaerisch cylindrische) ingevoerd door Donders (*Astigmatismus en cylindrische glazen*. Utrecht 1862), tot onderzoek en correctie van astigmatisme. Bij het draaien van een zeer zwak cylinderglas voor het oog in een vlak, loodrecht op de gezichtslijn, blijkt dat geen oog geheel vrij is van astigmatisme.

20. **Lens van Stokes met constante as**. Snellen. (A. v. Graefe's *Archiv für Ophthalmologie* 1873. XIX. I. p. 78.)

Twee cylinderlenzen ($C - \frac{1}{10}$ en $C + \frac{1}{10}$) zijn gecentreerd voor elkander geplaatst en om een op het vlak loodrechte as draaibaar, en wel door middel van opgesloten stalen veeren gelijkmatig, maar in tegenovergestelde richting. De hoofdmeridianen van het systeem blijven hierbij steeds dezelfde richting behouden. De breking in de hoofdmeridianen verandert nu bij draaiing evenredig aan den sinus van den hoek, die de assen der twee cylinders maken. Hiernaar is de schaal vervaardigd, die op den rand van een der glazen wordt afgelezen. Tot bepaling der refractie laat men door deze lens van veranderlijke sterkte naar evenwijdige lijnen zien, die in de richting loodrecht op een der hoofdmeridianen van de lens op afstand opgesteld of wel in een koker daarmede verbonden zijn.

Vervaardigd door den opticien A. Crétès. Parijs.

21. **Phakometer** (Snellen), tot bepaling van de sterkten van lenzen, heeft tot grondslag, dat lichtbeeld en lichtbron altijd op onderling gelijke afstanden van de te onderzoeken lens geplaatst worden. Het voorwerp (verlichte punten op mat glas) en het scherm, waarop het beeld wordt opgevangen, worden, op volkomen overeenkomstige wijze, maar in tegenovergestelde richting, elk door een opgesloten stalen veer voortbewogen.

Ten einde ook zwakke lenzen te kunnen bepalen, is ter weerszijde van de te onderzoeken lens (op afstand van 0.025 van het midden) eene hulplens (van 2.75 dioptriën) aangebracht. Het scherm, dat het beeld opvangt, beweegt zich langs eene schaal, waarop telkens bij den dubbelen brandpuntsafstand van het systeem der drie lenzen (door berekening verkregen) is aangegeven de waarde van de lenzen, die voor oogheelkundig gebruik aangewend worden. Tot op $\frac{1}{20}$ dioptrie kan men met genoegzame juistheid schatten, hoeveel de onderzochte lens van de op de schaal aangegevene sterkten verschilt.

De schaal is berekend voor de volgende biconvexe lenzen, van glas met brekingsindex $n = 1.5$ en met de volgende dikten:

Diop- trie.	Dikte der lens.	R = F	2 F van systeem, afgerekend van optisch middel- punt.	Diop- trie.	Dikte der lens.	R = F	2 F van systeem, afgerekend van optisch middel- punt.
20.7.	50.		88.28	4.5	2.65	222.222	219.75
19.6.75	52.632		91.80	4.	2.50	250.	230.89
18.6.60	55.555		95.62	3.5	2.35	285.714	243.22
17.6.10	58.8235		99.75	3.	2.20	333.333	256.94
16.5.70	62.5		104.28	2.75	2.	363.636	264.40
15.5.70	66.666		109.26	2.5	1.92	400.	272.30
14.5.26	71.4285		114.72	2.25	1.83	444.444	280.69
13.4.80	76.923		120.77	2.	1.73	500.	289.61
12.4.60	83.333		127.51	1.75	1.64	571.429	299.12
11.4.	90.909		135.06	1.5	1.55	666.666	309.27
10.4.50	100.		143.59	1.25	1.47	800.	320.13
9.3.90	111.111		153.22	1.	1.39	1000.	331.79
8.3.80	125.		164.28	0.75	1.31	1333.333	344.32
7.3.50	142.857		177.04	0.5	1.23	2000.	357.83
6.3.	166.666		191.95	0.25	1.14	4000.	372.44
5.5.2.80	181.818		200.40	0.			363.64
5.2.80	200.		209.63				

Daar het beeld steeds dezelfde grootte heeft, is het scherp instellen gemakkelijk.

Op het scherm is het beeld afgeteekend. Wanneer het lichtbeeld deze figuur juist bedekt, zoo valt het centrum van het glas samen met de middellijn van het instrument. Niet alleen het brandpunt, maar ook het centrum kan dus direct worden bepaald.

Men kan de schaal ten allen tijde controleeren, door de sterkere glazen ook direct — na verwijdering der hulplenzen — te bepalen. Men neemt dan den dubbelen brandpuntsafstand, gerekend van het corresponderend hoofdvlak der lens tot aan het punt, waar het beeld gevormd wordt.

Als zoodanig is dit instrument alleen ingericht voor symmetrische (biconvexe) lenzen. Om planconvexe of

periscopische glazen te bepalen, zal men wel doen twee glazen van gelijke sterkte zoodanig tegen elkander te plaatsen, dat men een symmetrischen vorm verkrijgt. Van dit systeem de ligging der hoofdvlakken berekenende, kan men daarnaar de schaal reduceeren.

Fabriekant: D. B. Kagenaar, Utrecht, prijs f 37.50.

22. Test-types, for the determination of the acuteness of vision. Snellen. (Williams en Norgate, London).

Bij letters en figuren van bepaalde grootte is de afstand aangegeven — in metermaat —, waarop deze onder een hoek van 5' zich vertoonen. Deze hoek wordt als normale kleinste gezichtshoek aangenomen, en de Visus nu aangeduid door $V = \frac{d}{D}$, waarbij d is de afstand, waarop de letters nog erkend worden en D de afstand, waarop ze zich onder een hoek van 5' vertoonen.

23. Prismatische glazen, ingevoerd door Donders. Afgezien van hunne aanwending tot onderzoek en tot compensatie van ooggebreken, dienen zij, om aan te toonen:

a. den invloed van den drang tot binoculair enkelzien op de oogbewegingen; *b.* het maximum van divergentie der gezichtslijnen; *c.* het vermogen van gelijke accommodatie bij verschil van convergentie; *d.* den schijnbaren hoek tusschen de gelijk gerichte meridianen der beide oogen; *e.* het gemis aan locaalteeken tot onderscheiding der beelden van rechter en linker oog, *f.* de werkelijke verschillen dier beelden bij anisometropie; *g.* pseudoscopie bij dubbelzien van horizontale lijnen.

24. Mikroskoop om de diepte der oogkamer te meten. Donders en Mulder. Door verschuiving der geheele

mikroskoopbuis wordt achtereenvolgens ingesteld voor *a*. oppervlakte der cornea, *b*. iris en *c*. reflexiebeeld: de verschuiving van *a* naar *b* is de schijnbare diepte der oogkamer; die van *a* naar *c* geeft den radius der cornea, die in staat stelt uit de schijnbare de ware diepte te berekenen. Op het midden der objectief-lens is een klein spiegeltje gekleefd: ziet het onderzochte oog eene hierin gereflecteerde verwijderde vlam, dan is het juist gericht, accommodeert voor afstand en vertoont den onderzoeker het reflexie-beeld tot bepaling van den radius der cornea.

25. **Phacoidoscoop.** Donders. *Anomalies* etc. p. 16, eene wijziging van het zoogenoemde **ophthalmoscoop**, waarmede de vormverandering der lens als grond der accommodatie door Cramer (*Het accommodatie vermogen, physiologisch toegelicht*. Haarlem 1853) werd ontdekt: men ziet de drie spiegelbeeldjes in het oog onder veranderlijke hoeken, terwijl het onderzochte oog zich afwisselend voor afstand en nabijheid accommodeert.

26. **Meridiaanring van den ophthalmometer.** Donders. (verg. *Anomalies* etc. p. 361). Een platte ring 388 m.m. middellijn, waarop drie lampjes verschuifbaar zijn, wier reflexie-beelden door Middelburg zijn gebezigd, om den radius der cornea in alle meridianen te meten.

27. **Stenopaeisch apparaat en smalle spleet.** Donders. (Zie Van Wijngaarden. *Archiv für Ophthalmologie* I. 1 p. 251.)

28. **Plaatjes voor entoptisch onderzoek met 2 openingen.** Donders. (zie *Anomalies* etc. p. 201) ter bepaling der diepteligging van onregelmatigheden (*mouches volantes*,

zwarte vlekken, parelvlekken enz.) in de vochten van het oog, naar de méthode à double vue: die van het eene oog worden in 't gezichtsveld van het andere geprojectieerd en de afstand der dubbelbeelden wordt met schuifpasser gemeten.

29. Optometer Donders. (*The anomalies of refraction and accommodation of the eye.* New Sydenham society. London 1864. p. 115). Een langwerpige vierhoekige tafel op voet, waarin drie sleuven met schaalverdeeling, waarin een draad- of punt-optometer verschuifbaar is. Aan een der smalle einden twee ringen voor het opnemen van lenzen, wier onderlinge afstand door schroeven geregeld wordt, en die bovendien bewegelijk zijn in cirkelbogen, waarvan de middelpunten met de draaipunten der oogen samenvallen. De stand der oogen, door twee zijdelingsche kijkertjes te controleeren, is verzekerd door het rusten der jukbeenderen op verschuifbare houten staafjes. Zoodoende kan, bij vasten afstand tusschen oog en glas, onder alle convergenties de gezichtslijn met de as der lens samenvallen. — Het werktuig dient tot bepaling der accommodatie-grenzen voor iederen graad van convergentie: curven der dichtste en verste punten als functie der convergentie (relatieve accommodatie-breedte)

b. Bewegingen.

30. Eenvoudig phaenophthalmotroop, Donders, dienende om de bewegingen naar de wet van Listing en de daaraan verbondene richtingen der meridianen aanschouwelijk te maken (*Archiv für Ophthalmologie* XVI. 1. p. 154). In een buitensten vasten ring is een tweede ring draaibaar, voorstellende het hoofdassenvlak, waarin alle assen liggen, die het oog uit den primairen in de secundaire standen

brengeu. Vóór de draaiing om een dier assen, stelt men de armen van het kruis verticaal en horizontaal: na de draaiing wijzen deze nu de standen aan van verticalen en horizontalen meridiaan.

31. Samengesteld phaenophthalmotroop, Donders, maakt, evenals het enkelvoudige (zie 30), de draaiing naar de wet van Listing aanschouwelijk; maar is ingericht, om ook door draaiing om een verticale en een horizontale as (*Seitenwendung und Erhebung* van Helmholtz) aan de bliklijn dezelfde richtingen te geven; in dit laatste geval wijst het kruis voor de meridianen een anderen stand aan dan bij draaiing om ééne as, naar de wet van Listing: het verschil is de zoogenoemde Raddrehung van Helmholtz.

32 en 33. Dezelfde werktuigen in het klein, voor eigen studie der oogbewegingen, gelegenheid gevende tot vergelijking van de richting der nabeelden met die der armen van het kruis bij overeenkomstige bewegingen. (Verg. *Onderz. Labor. S. II D. III bl. 119* en *Archiv f. Ophth. B. XVI. S. 160.*)

34. Ophthalmotropometer Snellen. (*Handbuch der Augenheilkunde von Graefe und Saemisch III. P. 236.*) Dit instrument bedoelt de bewegingen naar rechts en links van elk oog afzonderlijk en van de beide oogen, ten opzichte van elkander, te bepalen. Het bestaat, in hoofdzaak, uit twee stangen, die, om een as draaiende, een hoek met elkander vormen, direct af te lezen op een graadboog, die met een der stangen te verbinden is. Het instrument moet nu zoo geplaatst worden, dat het draaipunt van de beide stangen zich

loodrecht onder het draaipunt van een der oogen bevindt. Hiertoe is de plaat, waarop de stangen liggen naar voren en achteren, en ook rechts en links verschuifbaar, onafhankelijk van de steunpunten, waartegen het hoofd aan de beide onderoogkuilsranden rust. Men laat nu het midden van een kijker fixeeren, die door een der stangen gedragen wordt en stelt door bewegingen rechts en links het instrument zóó, dat het oog in het midden van het kijkerveld ligt. Draait men nu den stang met den kijker eenige graden en laat men op nieuw fixeeren, dan zal het oog buiten het midden van het gezichtsveld gezien worden, wanneer draaipunt van oog en van instrument niet samenvallen. Door nu zooveel naar voren of achteren te schuiven, dat het oog weder in het midden van het kijkerveld verschijnt, heeft men het instrument ten opzichte van het oog de gevorderde stelling gegeven.

Men kan nu bepalen: de bewegelijkheid van elk oog naar buiten, de grenzen van het zijdelings binoculair zien, de convergentie bij rechthoek zien en bij elken graad van zijdelingschen blik, voorts den graad van afwijking bij scheelzien, het draaipunt van het oog, enz. Verkrijgbaar bij D. B. Kagenaar, Utrecht.

35. Ophthalmo-statometer, tot bepaling van de exorbitale protrusie van den oogbol. Snellen. Twee staafjes onderling verbonden met een dwarsstaafje, worden gesteund tegen den binnensten en den buitensten orbitaalrand. Van uit het dwarsstaafje wordt eene kleine kruk naar beneden geschoven, totdat deze zacht aandrukt tegen den door het ooglid bedekten oogbol. De dikte van het ooglid moet bij de aflezing worden afgetrokken. Men kan ook direct den stand van den top van het onbedekte hoornvlies aflezen, door middel van een vizier, dat langs een der

staven verschuifbaar is. (*Handbuch der Ophthalmologie von Graefe und Saemisch* III, p. 199.) Vervaardigd door P. W. Hiele, Utrecht.

36. **Werktuig tot bepaling der bewegingen van hoofd en oog bij veranderde blikrichting.** Donders en Ritzmann, (verg. *Archiv für Ophthalmologie*. XXI. 1. 131). Een gebogen houten staafje, dragende aan de eene zijde een mondstuk, aan de andere zijde een boog (met verschuifbaar vizier), bewegelijk om een as, gaande door het draaipunt van het oog, — tevens het krommingsmiddelpunt van den boog. Over de as van den boog vizeert men een punt *a*, vervolgens, *zonder hoofdbeweging*, een punt *b* en stelt hierop het vizier; daarna wederom *a* en *na vrije beweging b* vizeerende, leert men met de alsnu gevorderde verschuiving van het vizier het aandeel kennen der hoofdbeweging. Ging na de vrije beweging de boog niet meer door *b*, dan brengt men hem op *b* en leest de daartoe gevorderde draaiing in graden af.

37. **Controleur der wetten van Donders en Listing** (nog niet beschreven). Donders. Een gebogen houten staafje, aan de eene zijde voorzien met een mondstuk, aan de andere zijde met een gekleurde strook, bewegelijk om een as, gaande door het draaipunt van het oog. Na fixatie langs de as, het andere einde van den strook fixeerende, ziet men het nabeeld in de verlenging van den strook (wet van Listing), onverschillig langs welke wegen de bliklijn dit einde bereikte (wet van Donders). Met zijdelingsche overhelling van het hoofd verricht, kan de proef leeren, in hoeverre, bij de daaraan verbondene rolbeweging, de wet van Listing nog geldig blijft.

38. **Spiegelende lens met mondstuk tot autoscopie.** Don-

ders (*Holländische Beiträge zu den anatomischen und physiologischen Wissenschaften*. Düsseldorf und Utrecht, 1846. p. 384 en Mulder *Archiv für Ophthalmologie*, Bd. XXI Abth. I S. 87), hoofdzakelijk bestemd om, bij zijdelingsche overhelling onder constante blikrichting, aan de gefixeerde vaten de rolbewegingen van zijn eigen oog vergroot te zien: de eerste toepassing der methode, om door verbinding van een werktuig met het hoofd bij onveranderde blikrichting waar te nemen.

39. **Mondstuk met twee verticale staafjes.** Donders. Staafjes evenwijdig aan de schijnbaar verticale meridianen en ongeveer 70 mm. van elkander, vertoonen evenwijdige halfbeelden nabij elkander, bij alle bewegingen van het hoofd evenwijdig blijvende: de rolbewegingen door zijdelingsche overhelling van het hoofd en tronk zijn dus voor beide oogen constant even groot.

40. **Staafe met graadboog, tot bepaling der zijdelingsche overhelling van het hoofd.** Donders. Met evenwijdige gezichtslijnen gezien, vertoont het staafe zich in dubbelbeelden van gelijke richting, als men het de helling geeft van het hoofd (te gebruiken bij proeven over parallelle rolbeweging enz.)

41. **Inrichting tot bepaling van den invloed der voorbijgaande en blijvende zijdelingsche overhelling op de rolbeweging.** Donders. (Verg. Mulder, *Onderz. Labor.* Serie III. Dl. III. Bl. 129). De inrichting bestaat uit: *a.* *hoofdhouders*, bij in den primairen stand bevestigd hoofd draaiende om een horizontale as, loodrecht op de grondlijn, in iedere stand snel en gemakkelijk te fixeeren; *b.* eenige meters daarvan verwijderd, een ronde schijf, met horizontale in het hoofd-

fixeervlak gelegen lichtlijn (van gasvlammen), en met inkervingen op den rand tot uitspanning van middellijnen. — Na de lichtlijn eenige sekunden in haar midden gefixeerd te hebben, sluit men de gaskraan, draait nu het hoofd met den hoofdhouders en zet dezen vast, terwijl het nabeeld met de uitgespannen middellijn samenvalt: het verschil tusschen de helling van het hoofd en van de middellijn is de rolbeweging.

42. **Metrocoop tot bepaling van afmetingen van verwijderde voorwerpen.** Snellen. *Handbuch Ophth.* Graefe u. Sae-misch III. 203.

Voor het objectief van een kijker zijn boven elkander aangebracht twee spiegels, die elk de helft van het gezichtsveld innemen en waarvan elk met het vlak van het objectief glas een hoek van 45° vormt, — onderling een hoek van 90° . Langs een dwarsstaaf zijn bewegelijk ter wederzijde een aan elk der spiegels evenwijdig spiegelvlak. Door den kijker ziende, ziet men door de twee stellen spiegels twee voorwerpen recht boven elkander, en de afstand dezer twee voorwerpen van elkander — op welke distantie van den waarnemer zij zich ook bevinden — moet gelijk zijn aan den afstand der twee buitenste spiegels.

c. Schijnbaar gelijk gerichte meridianen.

43. **Volkmann's schijven tot bepaling van den hoek der scheidingslijnen,** op ééne plaat vereenigd. Donders. De afstand der assen moet bij den proefnemer aan dien der evenwijdige gezichtslijnen gelijk zijn.

44. **Id. van glas,** om het evenwijdig stellen der bliklijnen te vergemakkelijken.

45. **Stereoscoop met draaibare spiegels,** tot bepaling van

den hoek der scheidingslijnen bij verschillende graden van convergentie.

46. **Isoscoop Donders** (verg. *Onderz. Labor.* Derde reeks III. Afl. 2. 45 en *Archiv für Ophthalmologie*, Bd. XXI. Abth. III. S. 106). Het werktuig bestaat uit hoofdhouter en raamtoestel. In den hoofdhouter (beginsel van Hering) is het hoofd draaibaar om de grondlijn en behouden dus de oogen hunne plaats in de ruimte. Het raamtoestel, draaibaar om dezelfde as, bestaat uit een vast raam en twee draaibare ramen, waarin op iedere plaats en in iedere richting draden kunnen worden uitgespannen. Een der draden staat vast: aan den anderen wordt door draaiing van het raam de richting gegeven, waaronder de beide draden met de resp. oogen gezien, evenwijdig schijnen: de hoek, dien zij nu vormen, wordt op den graadboog met nonius afgelezen. Het isoscoop kan ook met vier bewegelijke ramen gemaakt worden. Het werktuig dient om den hoek der vertikale en dien der horizontale scheidingslijnen zoowel afzonderlijk als gelijktijdig te bepalen, en wel bij iedere neiging van het blikvlak en iedere convergentie der bliklijnen, hetzij symmetrische hetzij assymmetrische, en om tevens den invloed op die hoeken te onderzoeken van lijnen en voorwerpen in het gezichtsveld.

d. Gezichtsveld.

47. **Perimeter-boog met schematisch projectievlak.** Snellen (*Handbuch der Augenheilkunde von Graefe und Saemisch* III. p. 57.) Even onder het centrum van een beweegbaren metalen cirkelboog van 180°, bevindt zich een steunpunt voor den infra-orbitaal rand, zoodat het oog

zooveel mogelijk in het centrum gehouden wordt. Achter den cirkelboog bevindt zich een zwart bord, waarop telkens onderling 10° van elkander afwijkende meridianen getrokken zijn, waarop de als het ware gestrekte boog met zijne afdeelingen is afgeteekend. De grenzen van het gezichtsveld, aan den boog bepaald, worden op het bord aangeteekend, waardoor men eene schematische figuur verkrijgt, die eene duidelijke voorstelling geeft van de grenzen van het gezichtsveld.

Verkrijgbaar bij D. B. K a g e n a a r, Utrecht, prijs f 22.50.

48. **Cycloscop** Donders en Küster (*Archiv für Ophthalmologie* Bd. XXII. Abth. I.), uit stoel met hoofdhouder en boog met overspringende inductie-vonken. De boog maakt door draaiing om verschillende assen de richting van alle meridianen, van alle groote cirkels, van de directiecirkels van Helmholtz en, door op en neerschuiven in den standaard, die van parallel-cirkels aanschouwelijk. Terwijl het eene oog (bij bedekking van het andere) zich in het krommingsmiddelpunt van den boog bevindt, in den primairen stand gericht op eene door bestrijken met phosphorus eenigzins lichtende plek in een overigens donker vertrek, kan men bij goed bevestigd hoofd de inductievonken zich als verwijderde sterren voorstellen en in het afgetrokken oordeelen, van welke richting deze cirkels den indruk geven, zoowel uit het hoofdfixeerpunt, als direct gezien. (Over de beteekenis van zoodanig onderzoek zie Helmholtz, *Physiologische Optik*. § 28. p. 550 en volgende.)

49. **Horopteroscoop** van Donders dienende tot bepaling van het lijn-horopter-vlak, bij verschillende helling van het blikvlak en verschillende graden van convergentie Het

horopter-vlak (de vierhoekige plaat) is draaibaar om de grondlijn van het door het mondstuk bevestigde hoofd; de onderlinge afstand der twee horizontale lijnen, met of zonder overkruising gezien, bepaalt de convergentie: aan het horopter vlak geeft men nu de helling, waarbij de horizontale lijnen gelijke richting hebben en draait vervolgens het horopter-vlak om een horizontale as, door die lijnen gaande, tot de twee loodrecht daarop staande lijnen ook evenwijdig zijn: men vindt zodoende de positie voor handenarbeid, die, volgens Donders, in den loop der tijden den hoek der schijnbaar gelijk gerichte meridianen heeft bepaald.

e. Stereoscopie.

50. **Vonkenstereoscop.** Donders. (*Ned. Archief voor Genees- en Natuurkunde*. Deel. II. bl. 335 en *Archiv für Ophthalmologie*. Band XIII, Seite 33). Een kastje met twee openingen voor de oogen, waarin eene reeks aller-kleinste inductievonken een fixeerpunt leveren. Door een in alle richtingen verschuifbaren deksel gaan twee electroden, tusschen welke men op iedere plaats vóór en achter het fixeerpunt een sterken vonk kan laten overspringen: monoculair ziende, herkent men die plaats niet, binoculair bij den eersten vonk. — Tusschen de openingen voor de oogen zijn andere electroden. Een vonk, overspringende tusschen deze 2 laatste electroden, is niet direct zichtbaar, maar twee reflectie-beeldjes er van ziet men op eene gekleurde lens: één dier beeldjes is gekleurd, het andere niet. Bij binoculair zien is hunne ligging in betrekking tot het fixeerpunt spoedig te herkennen; maar zonder een fixeerpunt zijn vele vonken noodig, om hunne juiste ligging te beoordeelen. — In het algemeen zijn gekleurde

lenzen zeer doelmatig, om de reflexie-beeldjes van concave en convexe oppervlakten en hunne onderlinge ligging aan te toonen.

51. **Ptotostereoscop** van Donders, naar het beginsel van Hering ingericht. (*Onderz. Labor.* Serie III. Dl. II. pag. 94). De vallende balletjes vertoonen zich op de respectieve afstanden onder gelijke hoeken en gaan in gelijke tijden door het gezichtsveld, zoodat alle aanwijzing van het monoculaire zien is uitgesloten en de betrekkelijke waarde van het bijkomend oog uit de verhouding tusschen het aantal juiste en onjuiste gevallen (naar de methode van Fechner) kan worden afgeleid.

VII. PSYCHISCHE VERSCHIJNSELEN.

52. **Noematachometer**. Donders, (gewijzigd sedert de beschrijving op de bij den noematachograaf geciteerde plaatsen). Een verticale plank, hebbende in het midden een spleet voor de oogen, boven een verschuifbare electro-magneet, waaraan een koperen prisma hangt. Het prisma heeft vóór en achter een paar verschuifbare armen, waarop een staafje rusten kan; aan de achterzijde twee verschuifbare dopjes van metaaldraad of klempincetten, die een brandend stukje kool kunnen bevatten. Opent men den stroom, dan valt het prisma en wordt onder de spleet in een zak met asbest opgevangen. Op zijn val ontmoeten de staafjes respectie een houten en metalen arm, waarbij ieder zijn kenmerkend geluid voortbrengt, en passeeren de klempincetten met gloeiende kool de spleet, het eene meer links, het andere meer rechts en bovendien het eene des verkiezende door een rood glas gekleurd. Men kan dus of twee geluiden, of twee lichtverschijnselen, of een lichtverschijnsel en een geluid waarneembaar maken,

met veranderlijk verschil van tijd, en zodoende de tijdsverschillen vaststellen, noodig, om over de prioriteit der twee indrukken, met toenemende kansen tot volkomene zekerheid, te oordeelen.

53. **Noematachograaf.** Donders. Registreert den duur van psychische processen (*Onderz. phys. lab.* Ser. II. D. I bl. 21. *Archiv für Anat. und Physiologie* Reichert und du Bois-Reijmond. 1868. S. 657). Het werktuig bestaat uit een horizontalen cylinder, die zich bij het draaien (met de hand) spiraalswijs voortbeweegt. Hij is bekleed met berookt papier, waarop een stemvork van 250 trillingen in 1'', met percussiehamer aan te slaan, door middel van een stalen veertje zijn trillingen registreert. Die stemvork is verschuifbaar om een as, waaraan hij is opgehangen.

Zonder verder toebehooren is de eenvoudige cylinder met stemvork voldoende voor proeven met den vereenvoudigden phonautograaf van Scott, welks veertje zijne trillingen naast die van den stemvork registreert. Twee personen A en B zitten voor den phonautograaf. A stoot een korten vocaalklank uit; B beantwoordt dien zoo snel mogelijk: op de door het veertje geregistreerde lijn zijn de momenten van het uitstooten van den klank door A en door B te zien, en het tijdsverschil is daarnaast op de chronoscopische curve af te lezen. De proeven geschieden: *a.* B weet, welken vocaal A zal produceeren; *b.* B weet niet welken vocaal (uit twee, drie of meer) hij hooren zal; *c.* B. weet weder niet, welken vocaal hij hooren zal, en mag slechts op een bepaalden (bijv. op *a.*) reageeren. De verschillen in gevorderden tijd bij de proeven *a*, *b* en *c* leeren den duur kennen der ingelaschte psychische processen.

Voor andere proeven is het instrument nog meer gecompliceerd. Aan de eene zijde van den cylinder bevinden zich twee ringen, gedeeltelijk met koper, gedeeltelijk met eboniet bekleed. Op iederen ring rusten twee paren van electroden, waarvan de onderste een constanten, de bovenste een inductiestroom openen en sluiten. De gesamentlijke electroden zijn door een dikken glazen stang verbonden aan een horizontale plank, die den spiraalswijze voortbewogen cylinder volgt, zoodat de electroden aan de ringen blijven beantwoorden. De inductiestroomen gaan door den stemvork.

Bij eene reeks van proeven komt alleen de binnenste ring in werking (de buitenste kan weggeschoven worden). Op dezen ring wisselen quadranten, met koper en eboniet bekleed, met elkander af. De electroden staan op koper; de stemvork wordt aangeslagen; de cylinder een halven slag omgedraaid: op het moment, dat de onderste electroden het koper verlaten, slaat een vonk op de chronoscopische curve door het papier en kan men een vonk laten zien, zonder hem te hooren, laten hooren, zonder hem te zien en een slag laten voelen zonder den vonk te zien of te hooren. De vonk springt over in een kastje hangende achter den stemvork aan een dwarsbalk tusschen electroden met knoppen, zoover van elkander te verwijderen, dat van de lading slechts één vonk overspringt. Om den vonk te zien of te hooren, komt een Leidsche flesch in den stroom; den slag laat men gevoelen als unipolaire geleiding zonder ingelaschte Leidsche flesch.

Op den ontvangen prikkel laat men reageeren door beweging met de hand, werkende direct, zonder retard, op den koperen arm van een houten cylindertje met schrijvende veer. Zoodoende kan men afwisselend, onder gelijke objectieve en subjectieve voorwaarden, den physio-

logischen tijd (tijdsverloop tusschen prikkel en reactie) bepalen: voor gezichts-indrukken, gehoorsindrukken en gevoelsindrukken op verschillende gedeelten der huid.

Men kan ook een dilemma stellen: electroden worden links en rechts op de huid geapliceerd en de horizontale arm van het houten cylindertje wordt in corresponderende richting weggeslagen.

In plaats van met de hand kan men bij deze proeven proeven reageeren met stemklank, werkende op den phonautograaf, en voor beide gevallen den physiologischen tijd bepalen. Op gelijke wijze kan men door conventioneele reactie laten beslissen tusschen rood en wit licht. In beide gevallen ook de reactie verbieden voor de eene kleur of voor prikkeling aan de eene zijde, enz. Door den overspringenden vonk in het kastje letterteekens transparent zichtbaar makende, kan men verder naast dien voor licht den physiologischen tijd bepalen voor het herkennen van letterteekens.

De tweede ring heeft slechts eene kleine geleidende plaat, waarop de constante stroom gesloten en, nadat ook de electroden van den inductiestroom er op gekomen zijn, geopend wordt. Door verschuiving van dezen ring (in betrekking tot den eersten) kan men dus, korter of langer na den eersten vonk, een tweeden doen overspringen, slaande een tweede gat door de chronoscopische lijn en tevens in het tweede compartiment van het kastje zichtbaar, of wel hoorbaar (karakteristiek bij het overspringen op een veer) of voelbaar op een ander punt der huid. Zodoende vindt men het tijdsverschil, noodig, om over de prioriteit uit twee indrukken op hetzelfde of op een verschillend zintuig te oordeelen.

Om het overspringen der vonken van de electroden van den eenen op die van den anderen ring onder alle

omstandigheden te voorkomen, zou een wat grooter afstand tusschen de ringen wenschelijk zijn.

VIII. GALVANISME.

54. Vormen van ontlading van eene openings- en sluitings-inductiestroom. Donders. Het beproeven, om met den noematachograaf (n^o. 53) het moment van prikkeling op de chronoscopische lijn door den stroom zelven te laten registreeren, leidde tot de ontdekking: 1 dat de ontlading eene lange reeks vonken kan vormen, 2 dat de electriciteit langzamerhand wegvloeit, wanneer het veertje op metaal rust, sneller daarentegen wanneer het op isoleerende mica rust, dan onder den vorm van vonken door het papier slaande. (Verg. Nijland. *Onderzoekingen phys. labor.* Ser. 2. D. II. p. 316 en Wiedemann, *Die Lehre vom Galvanismus und Electro-magnetismus*, 2te Auflage 1874. Bd. II. p. 360.)

PROEVE
EENER GENETISCHE VERKLARING
DER OOG-BEWEGINGEN,

DOOR

F. C. DONDERS.

Het gezichtsveld met zijne locaal-teekens en de bewegingen van het oog hebben zich onder wederzijdschen invloed op elkander ontwikkeld en staan dus onderling in een zeer nauw verband. Om die bewegingen te verklaren, — om een inzicht te verkrijgen in haren oorsprong en in hare beteekenis, wordt eene nauwkeurige kennis gevorderd van dat verband. Voor ieder der typen van beweging zullen wij het trachten op te sporen. De eerste voorwaarde, om dit met goed gevolg te doen, is intusschen deze, dat wij ons een klare voorstelling maken van de bewegingen zelve. Ik stel mij daarom voor het onderzoek der bewegingen overal aan dat van haren oorsprong te doen voorafgaan; en kan daarbij het herhalen van bekende zaken niet worden vermeden, het zal, geloof ik, blijken, dat na de onderzoekingen, in den laatsten tijd door van Moll 1), Mulder 2) en Küster 3) verricht,

1) Onderzoekingen gedaan in het physiologisch laboratorium der Utrechtsche Hoogeschool, Derde Reeks. D. III. pag. 39.

2) Onderz. physiol. lab. Derde Reeks. D. III. pag. 118.

3) Archiv für Ophthalmologie. B. XXII. H. 1. S. 149.

en de nieuwe uitkomsten omtrent convergentie bewegingen en symmetrische rolbeweging, door mij verkregen, een overzicht der oogbewegingen in het algemeen niet ongewenscht was.

Van het groote thema zal ik niet veel meer kunnen geven dan een schets. Velen zullen zich echter niet tevreden stellen met de resultaten, maar ook wenschen de verschijnselen zelve door eigen aanschouwing te leeren kennen. Ik heb mij daarom tot regel gesteld, door het aangeven van eenvoudige proeven overal den weg te wijzen, om de verschijnselen waar te nemen. Wie zich daartoe de moeite geeft zal zich dan verder gemakkelijk een denkbeeld vormen van de werktuigen en de methoden, die gediend hebben, om ze grondig te onderzoeken, en wier beschrijving ik daarom in korte woorden samenvat. De toegevoegde nummers hebben betrekking tot „de beschrijving der werktuigen van het physiologisch laboratorium en de ophthalmologische school van Utrecht”, die in de Onderzoekingen D. IV bl. 1 e. v. te vinden is, terwijl ik voor sommige op de uitvoerige verklaring in vroegere mededeelingen verwijzen kan.

Voorts scheen het mij aangewezen, zooveel mogelijk den historischen weg te bewandelen, omdat daarbij alleen zich uit de feiten een aanschouwelijk beeld voor onze oogen ontwikkelt.

In zijne bewegingen vergelijkbaar met die van een gewrichtshoofd in zijn holte, draait het oog om een nagenoeg vast punt, slechts weinig achter het midden der sclera-ellipsoïde gelegen (Donders en Doyer). De lijn, uit het gefixeerde punt naar het draaipunt getrokken, is de bliklijn. Uitgaande van het hoofdblik-

punt, — horizontale bliklijnen bij rechtstandig hoofd recht naar voren gericht, — bedragen hare excursies ongeveer 42° naar buiten, 45° naar binnen, 34° naar boven, 57° naar beneden (Bloemert Schuurman).

In de bewegingen der oogen openbaart zich een wederzijdsche afhankelijkheid. Door een en dezelfde impulsie richten zij zich beide te gelijk naar boven en naar beneden, naar de rechter- en naar de linkerzijde. Het vlak, door de bliklijnen der beide oogen gelegd, is nu het *blikvlak*; de gezamenlijke punten, waarop zij zich richten kunnen, vormen het *blikveld*; de lijn, die de beide centra van beweging of draaipunten verbindt, heet de *grondlijn*.

Met het oog op de optische functie onderscheiden wij al aanstonds twee typen van beweging. De eene heeft betrekking tot *het zien op afstand*, met rechtstandig hoofd, evenwijdige bliklijnen, ontspanning der accommodatie. De andere is *het zien in de nabijheid*, met gebogen hoofd, benedenwaarts gericht blikvlak, convergeerende bliklijnen en inspanning der accommodatie: ook de convergentie, zelfs wanneer zij niet symmetrisch is, gehoorzaamt voor beide oogen aan eene en dezelfde impulsie. — Bij convergeerende zoowel als evenwijdige richting kunnen de bliklijnen bijna het geheele blikveld doorloopen, en ook in beide gevallen hebben het hoofd en subsidiair de tronk de neiging, zich in gelijken zin te bewegen en daarbij de uitgestrektheid der oogbewegingen te beperken.

Buiten de genoemde typen hebben wij *twee vormen van zelfstandige rolbeweging*, draaiing om de bliklijn, te onderscheiden: *de symmetrische*, waarin die draaiing voor beide oogen in tegengestelde richting plaats heeft, en *de parallele*, waarbij die draaiing op de beide oogen naar dezelfde zijde geschiedt. Bij ieder dezer draaiingen is de impulsie voor beide oogen weder gemeenschappelijk.

Deze vier vormen van beweging zullen wij afzonderlijk beschouwen.

I. EVENWIJDIGE BLIKLIJNEN.

Toen ik mijne studie over de oogbewegingen begon 1), was men gewoon van de spieren uit te gaan, om uit de onderstelde werking van deze de bewegingen te construeeren. Ik begreep, dat die weg de ware niet zijn kon, nademaal er geen grond bestond, om alle denkbare combinaties, aangenomen, dat men haar effect nauwkeurig kon voorzien, als werkelijk bestaande aan te nemen, en men dus altijd gevaar liep zich in ficties te verliezen. Eerst de bewegingen vaststellen, daarna vragen naar de bewegende krachten, was het leidend beginsel van mijn onderzoek. Zeer gelukkig kwam mij daarbij de methode te stade, waarvan wij het denkbeeld en de eerste toepassing aan Ruete verschuldigd zijn, — ik bedoel de methode der nabeelden. Het beginsel is eenvoudig: een lijnvormig nabeeld vertoont ons na volvoerde beweging de richting van den meridiaan, die vóór de beweging een lijnvormig beeld had ontvangen.

Welken weg de bliklijn doorloopt, volgt uit de bepaling der twee punten, die het oog achtereenvolgens fixeert. Vroeger onderstelde men, dat de secundaire stand van het oog, in betrekking tot den primairen, daarmee gegeven was. Dat was een dwaling. Wij moeten blijkbaar ook de betrekkelijke richting der meridianen vóór en ná de beweging kennen; wij moeten weten, of, en, zoo ja, in welken zin het oog daarbij om de bliklijn gedraaid is.

Dit nu leeren ons de nabeelden.

1) Holländische Beiträge z. d. anat. und physiol. Wissenschaften. B. 1. S. 1847.

Nabeelden ontwikkelen zich, wanneer men, na een punt ongeveer 20 sek. scherp gefixeerd te hebben, den blik liefst op een effen grijs vlak *onbewegelijk laat rusten*: hierop komt het aan. Na een paar secunden verschijnt dan het nabeeld.

Tegen een verticalen wand hangt men een sterk gekleurden band verticaal op, plaatse zich met rechtstandig hoofd, op den afstand van minstens eenige meters recht tegenover dien band, en vestige, terwijl het eene oog bedekt is, den blik van het andere horizontaal onbewegelijk op een en hetzelfde punt van den band. Zoo doende vormt zich een beeld in den verticalen of primairen netvliesmeridiaan, dat zijn nabeeld vertoont overal waar men vervolgens den blik op den wand laat rusten. Men late hem glijden langs een horizontale lijn: het nabeeld valt overal met de loodlijn samen; men richte hem recht naar boven of naar beneden: het nabeeld blijft verticaal in de verlenging van den band. In beide gevallen blijft de verticale meridiaan dus verticaal. Met den stand van het hoofd, waarbij aan die voorwaarden is voldaan, en met horizontaal, loodrecht op de grondlijn, naar het hoofdfixeerpunt gerichten blik, is de primaire stand gegeven. — Ziet men links of rechts, en tevens naar boven of beneden, dan blijkt bij gestegen blikvlak het nabeeld op den wand naar dezelfde, bij gedaald blikvlak naar de tegengestelde zijde over te hellen. De verticale meridiaan blijft dan niet verticaal.

Door deze proeven was bewezen, dat, uitgaande van den primairen stand, hetzij zich recht naar boven of beneden, hetzij naar de rechter of de linker zijde bewegende, het oog *draait om een as, die loodrecht staat op het vlak, waarin de bliklijn in haren primairen en secundairen stand gelegen is*.

En om welke as draait het oog bij de bewegingen in schuinsche richting naar boven of beneden?

Listing sprak de onderstelling uit, dat daarvoor dezelfde formule zou gelden, dat ook daarbij het oog zou draaien om een as, die loodrecht staat op het vlak, waarin de bliklijn in haren primairen en secundairen stand gelegen is. Dit was wel de eenvoudigste oplossing van het problema. De beslissing omtrent de juistheid der oplossing liet echter nog lang op zich wachten. Evenmin als mijne onderzoekingen, waarbij de helling van nabeelden van verticale lijnen bepaald werd, hadden die van Meissner, van Wundt en van Fick een afdoend antwoord gegeven. Helmholtz zette het ei op zijn punt 1). Hij spande door het hoofdblikpunt banden in schuinsche richting, en overtuigde zich, dat, evenals de nabeelden van loodrechte en horizontale banden, die der schuinsche nu in hare eigene richting voortschrijden, wanneer de blik de richting van den band volgt. Bij gevolg behoudt de meridiaan, waarin het beeld van dien band ligt, bij die voortschrijdende beweging onveranderlijk zijn stand, bij gevolg liggen primaire en secundaire bliklijn in denzelfden meridiaan en draait het oog om een as, loodrecht op dien meridiaan, loodrecht op de primaire en secundaire richting der bliklijn. Aanschouwelijker bewijs is niet te leveren. Daarmee werd de onderstelling van Listing tot wet verklaard.

Men ziet gereedelijk in, dat, volgens die wet voor alle bewegingen, uitgaande van den primairen stand, de assen gelegen zijn in een en hetzelfde vlak, loodrecht op de bliklijn door het draaipunt gelegd en *hoofdassenvlak* genoemd. Het eenvoudig phaenophthalmotroop (N°. 30, voorts: Onderzoekingen. 2 Ser. D. III. bl. 119) maakt dit aanschouwelijk. In een buitensten vasten ring is een tweede ring

1) Archiv f. Ophthalmologie. B. IX. H. 2. S. 163.

draaibaar, die het hoofdassenvlak voorstelt: men kan namelijk door deze draaiing aan een in den tweeden ring liggende as alle mogelijke richtingen geven, en zodoende den kunstmatigen oogbol uit den primairen in alle secundaire standen brengen. Vóór men den bol beweegt, stelt men de armen van een daarmede verbonden kruis verticaal en horizontaal: na de beweging wijzen deze armen nu de standen aan, die verticale en horizontale meridiaan hebben aangenomen. Vroeger was mij reeds gebleken, dat, langs welke wegen de bliklijn een zekere richting mocht hebben verkregen, de daaraan verbonden stand van het oog (bij evenwijdige bliklijnen) onveranderlijk dezelfde is. Dit resultaat heeft Helmholtz de wet van Donders genoemd.

Met een klein werktuig nu (N^o. 37) kan men de beide wetten controleeren. Het bestaat uit een gebogen houten staafe, aan het eene einde voorzien met een mondstuk, dat men tusschen de tanden klemt, aan het andere einde met een gekleurden strook, bewegelijk om een as, die door het draaipunt van het oog moet gaan: na fixatie langs de as den top van den strook fixeerende, ziet men het nabeeld in de verlenging van den strook, onverschillig, welke diens richting zijn moge (wet van Listing), en langs welke omwegen de bliklijn dien top moge hebben bereikt (wet van D.) 1).

De wet van D. stelt in staat, om uit de wet van Listing nu verder de bewegingen uit den eenen in den anderen secundairen stand af te leiden.

Hoe geschieden die bewegingen?

1) In hoeverre de wet van Listing geldig blijft bij stationaire zijdelingsche overhelling van het hoofd, waaraan, zooals blijken zal, parallelle rolbeweging verbonden is, zal dit eenvoudige werktuig eveneens kunnen leeren.

In de eerste plaats volgt uit de wetten van Listing en D., dat al de assen, om welke het oog draait, om uit een gegeven secundairen in alle andere secundaire standen over te gaan, weder in een en hetzelfde vlak liggen: zooveel secundaire standen van het oog, zooveel assenvlakken. Die vlakken zijn gemakkelijk te vinden. Het vlak, dat den hoek halveert tusschen het hoofdassenvlak in den primairen stand en in den stand, waarin het door zekere beweging van het oog gebracht is, is het *secundaire assenvlak* voor den nu ingenomen stand van het oog 1).

Om nu verder ook de as te vinden voor de beweging uit een bepaalden secundairen stand b in een bepaalden secundairen stand b' heeft men slechts de secundaire assenvlakken B en B' afzonderlijk voor ieder dier beide standen te zoeken: de lijn, waarin deze vlakken elkander snijden, is de gezochte as. Immers uit b in b' overgaande, moet het oog draaien om een as in het assenvlak B ; uit b' in b overgaande om een as in het assenvlak B' ; — in beide gevallen natuurlijk om dezelfde as: bij gevolg om de lijn, waarin de vlakken B en B' elkander snijden.

Loodrecht op het secundaire assenvlak staat de zoogenoemde atrope (niet draaiende) lijn; maar de bliklijn staat er niet loodrecht op, en zij beschrijft dus in het kogelvormig gezichtsveld geen grooten, maar een kleinen cirkel, door Helmholtz *directie-cirkel* genoemd.

Van die directiecirkels maakt men zich gemakkelijk een voorstelling. Verplaats u midden op de zee, het hoofdblikpunt recht voor u aan den horizon, het occipitaalpunt diametraal daartegenover achter u, en zie, zonder het hoofd te bewegen, van de eene ster naar eene andere,

1) Het wiskundig bewijs zie: Helmholtz. Physiologische Optik. S. 492.

die gij indirect waarneemt. Telkens beschrijft de bliklijn daarbij een boog aan den hemel, en die boog is een stuk van een directiecirkel. Kon het oog zich om dezelfde as verder draaien, *de bliklijn zou door het occipitaalpunt gaan*: door deze eigenschap zijn alle directiecirkels bepaald, en zij blijken dus alleen groote cirkels te zijn, wanneer ze ook door het hoofdblikpunt gaan. En wilt ge een directiecirkel in de ruimte zien, beweeg den blik in verschillende richtingen door de heldere maan of door de zon heen: waar de blik nu rust verschijnt hij als nabeeld aan den hemel. Op die directiecirkels verschuift zich een lijnvormig nabeeld, overal daarmede samenvalende, evenals op de meridianen die door het hoofdblikpunt gaan.

Ik heb met Dr. Küster een werktuig geconstrueerd en Cyclocoop genoemd (No. 48; voorts: Onderzoekingen. Ser. 3. D. IV), dat de directie-cirkels en bovendien alle andere cirkels, die men in het blikveld te onderscheiden heeft, aanschouwelijk maakt. Het bestaat uit een boog, met op een tal van verschuifbare punten overspringende inductievonken, en uit een stoel met hoofdhouder, waardoor het hoofd in den primairen stand bevestigd is, en wel zoo, dat het draaipunt van het oog met het middelpunt van den cirkel samenvalt. Door draaiing om verschillende assen kan aan dien boog de richting worden gegeven van alle meridianen (die door de bliklijn gaan), van alle groote cirkels, door de dwarse as gelegd en van alle directiecirkels, — bovendien, door op en neerschuiven in een standaard, die van parallel-cirkels. Terwijl het eene oog, onder bedekking van het andere, bij goed bevestigd hoofd, den primairen stand innemende, eene verwijderde lichtende plek (met phosphorus bestreken) in een overigens volkomen donker vertrek fixeert, kan men

de punten, waar snel elkander opvolgende inductie-vonken overspringen, zich als verwijderde sterren voorstellen en in het afgetrokkene oordeelen, van welke richting de cirkels, die zij vormen, den indruk geven, zoowel indirect uit het hoofdblikpunt gezien, als gefixeerd. Dr. Küster 1) heeft dezen toestel beschreven en zijne daarmede verkregen resultaten uitvoerig medegedeeld. Hier zij slechts vermeld, dat, terwijl, uit den primairen stand gezien, groote cirkels, naar het hoofdblikpunt concaaf, parallelcirkels naar het hoofdblikpunt convex schijnen, de directiecirkels zich als rechte lijnen in de ruimte voordoen, en dat zij ook bij het bewegen van den blik over den directie-cirkel hare richting onveranderd behouden. Voorts kan men een gekleurden band op den directie-boog bevestigen en de verschuiving van het nabeeld op den boog constateeren. De beteekenis dezer uitkomsten voor den oorsprong der gezichtsvoorstellingen in de ruimte zal later blijken 2).

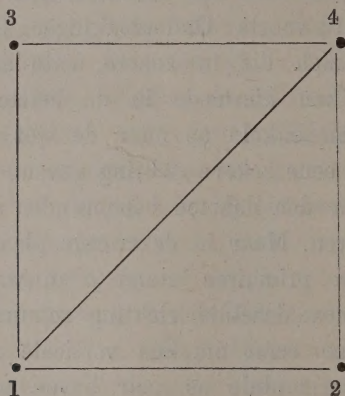
Wij hebben opgemerkt, dat bij de beweging uit den eenen secundairen stand in den anderen de bliklijn dan alleen loodrecht staat op de draaiingsas, wanneer ze door het hoofdblikpunt gaat. Bij gevolg gaat die beweging in alle andere gevallen met draaiing om de bliklijn gepaard. Deze draaiing om de bliklijn, door Helmholtz *Raddrehung* genoemd, moge men vooral niet verwarren met de *zelfstandige rolbeweging*, waarover wij onder III en IV zullen

1) Archiv für Ophthalmologie. B. XXII. H. 1. S. 149. 1876.

2) Zonder cycloscop, projecties der directie-lijnen en sterren aan den hemel gebruikende, was Helmholtz (Physiologische Optik. S. 548 u. f.) reeds voor een groot deel tot de resultaten gekomen, die door Küster beschreven worden en die nu voor een ieder met den cycloscop aanschouwelijk te maken zijn.

handelen. Zij is het eenvoudige uitvloeisel der wetten van Listing en D. Het oog kan, namelijk, uit den eenen secundairen stand in den anderen overgaande, niet zonder raddraaiing den stand aannemen, dien het, rechtstreeks uit den primairen stand daarin overgaande, zou hebben verkregen. Met het samengestelde phaenophthalmotroop (No. 31; voorts: Onderzoekingen. 2 Ser. D. III. bl. 119) laat zich dit in zekere mate aanschouwelijk maken. Men kan hiermede in de eerste plaats door draaiing om een enkele as naar de wet van Listing aan de bliklijn eene zekere richting geven, b. v. schuins naar boven, en den daartoe behoorenden stand van het kruis constateeren. Maar in de tweede plaats, kan men, weder van den primairen stand a uitgaande, aan de bliklijn op nieuw dezelfde richting schuins naar boven geven, door ze eerst om een verticale as rechts en dan om een horizontale as naar boven te draaien, of omgekeerd, — in beide gevallen dus om een as, loodrecht op de bliklijn, d. i. zonder draaiing om de bliklijn. Maar nu blijkt in dit tweede geval het kruis, dat den stand der meridianen aanwijst, anders gericht te zijn dan in het eerste: om gelijke richting te verkrijgen, zou een draaiing om de bliklijn noodig zijn. En, in strijd hiermede, heeft het levende oog, zich eerst rechts en dan naar boven (of omgekeerd) bewegende, in allen deele denzelfden stand, alsof het onmiddellijk, door draaiing om ééne as, rechts naar boven gericht ware. De bewegingen van het oog verschillen dus van die van het phaenophthalmotroop. Het verschil zit niet in de beweging uit den primairen stand a in den secundairen stand b , maar in die uit den secundairen b in den secundairen b' , — en deze geschiedt dus in werkelijkheid om een as, die een compositante heeft op de bliklijn. Deze compositante geeft de

raddraaiing van Helmholtz. Zij openbaart zich in een richtingsverandering der voorwerpen. Vier punten, 1, 2, 3, 4, op een verwijderden wand, stellen de vier hoeken van een quadrat voor. De twee onderste 1, 2 liggen in het horizontale blikvlak; 1 zij het hoofdblikpunt. Men bewege nu monoculair den blik uit 1 naar 2, naar 3, of



langs de diagonaal naar 4: alle raddraaiing blijft uit en de lijnen, die de punten verbinden, behouden hare richting. Maar den blik bewegende van 2 naar 4 of van 3 naar 4 (of omgekeerd), ziet men de richting der lijnen (ook die der nabeelden van in die richtingen uitgespannen banden) veranderen: dat is het effect der vergezellende raddraaiing van Helmholtz.

Wij kennen nu de wetten van Listing en D. met al hare conquenties. Kunnen wij nu ook van haren oorsprong rekenschap geven?

Helmholtz beproefde dit van het empiristische standpunt. Wat de wet van D. betreft, hij zoekt ze te verklaren uit het „Princip der leichtesten Orientirung für die Ruhestellung des Auges.” Keert na beweging de blik tot een gefixeerd voorwerp terug, dan erkent men het

als in rust gebleven, wanneer zijn beeld weer dezelfde punten van het netvlies reft.

Maar ook zonder het voorwerp op nieuw te fixeeren zegt Helmholtz, willen wij onderscheiden, of het bij en na de beweging in rust bleef. Dit zal, zoo merkt hij op, het gemakkelijkst zijn, wanneer, onafhankelijk van den stand van het oog, de verschuiving van alle punten van een beeld, bij het richten van den blik van het eene op het andere, steeds dezelfde is. Die voorwaarde is intusschen niet te verwezenlijken. Zij onderstelt niets minder dan dat bij den overgang van den eenen secundairen stand in den anderen ook alle raddraaiing zou uitblijven. Het hoogst bereikbare is, dat die raddraaiing zoo gering mogelijk zij, — „dass die Summe der Fehlerquadrate für alle „vorkommende unendlich kleinen Bewegungen des Auges „ein Minimum wäre.” En dit is, zooals de analytische behandeling leert, door een kringvormig blikveld (met hoofdblikpunt in het centrum), waarin het oog met evenwijdige bliklijnen zich ongeveer pleegt te bewegen, door de wet van Listing nagenoeg verwezenlijkt. Hierin zoekt dan Helmholtz den grond, waarom de bewegingen zich naar die wet wisten te voegen.

Dat Helmholtz bij zijne verklaring uitsluitend individueele empirie te baat neemt, is voor mij geen bezwaar. Breng ik die der voorgeslachten evenzeer in rekening, deze had plaats onder dezelfde voorwaarden als de individueele, en de verklaring kon dus dezelfde blijven. Trouwens ook Helmholtz is niet zoo exclusief. Alvast ten aanzien der beweging erkent hij „dass wenn der Augenmuskelapparat vieler Generationen hinter einander sich den „Bedürfnissen der Individuen angepasst hat und sich „seine Anordnung auf die Nachkommen vererbt, für die „factische Herbeiführung der zweckmässigsten Raddrehun-

„gen des Auges, der Umstand, dass sie die leichtesten „sind, ausserordentlich günstig einwirken muss” (p. 486.). Elders geeft hij toe (p. 799), dat voor zekere innervaties door het erfelijk moment de weg kan gebaad zijn. En zou hij willen ontkennen, dat in het netvlies met zijne foveae centrales en scherp bepaalde zenuwverspreiding zoo niet de locaalteekens vertegenwoordigd, toch de voorwaarden voor hun ontstaan in een bepaalden zin reeds bij de geboorte zijn weggelegd? Helmholtz wilde slechts eene proeve leveren, dat onze voorstellingen zich uit individueele ervaring laten verklaren, zonder met het gelukken dier proeve de empiristische theorie bewezen te achten. Inderdaad reiken empiristen en nativisten elkander de hand. Voor de laatste, in den door mij bedoelden zin, is ervaring evenzeer de grondslag van iedere voorstelling als voor de eerste: zij verschillen slechts in het aandeel, dat zij aan die van het phylon en aan die van het individu toekennen. En waar is de maatstaf, om dat aandeel te bepalen? Wat niet manifest is bij de geboorte, kan virtueel, in zijn voorwaarden, gegeven zijn, en na de geboorte, bij de verdere ontwikkeling, smelten die voorwaarden en de invloed der individueele ervaring tot een ondeelbaar geheel samen. Alléén dus kan men vragen, wat manifest is bij de geboorte; en wanneer de mensch, meer dan de meeste dieren, meer dan de vogels bijv., zich door individueele empirie moet eigen maken, de ervaring der voorgeslachten openbaart zich toch ook bij hem op de stelligste wijze. Met Engelmann zag ik binoculaire fixatie, met verandering van convergentie, bij een mannelijk kind nauwelijks een uur na de geboorte (zeker een uitzondering, maar toch goed geconstateerd); en bij eene absoluut blind geborene vond ik parallele oogbewegingen in alle richtingen. Dat men bij honden

door prikkeling van bepaalde punten der corpora quadrigemina, zooals Adamük in mijn laboratorium aantoonde, de gewone *gemeenschappelijke* bewegingen der beide oogen verkrijgen kan, schijnt ook een veelbeteekenend feit. Maar ik herhaal, aan de individueel empiristische voorstelling, door Helmholtz gegeven, ontleen ik geenerlei bedenking tegen zijne verklaring.

Ik heb twee andere bezwaren.

Mijn eerste bezwaar is dáárin gelegen, dat raddraaiing, in het algemeen, aan het oriënteeren zoo weinig afbreuk doet. A priori meende Helmholtz zelf, dat haar invloed wel door zekere compensatie zou kunnen zijn weggevallen. Het bleek intusschen, dat ze zichtbaar blijft. Maar hoe? Inderdaad slechts door een zekere abstractie. Onbewust verbinden wij de factoren onzer voorstelling, en dan bemerken wij van de raddraaiing niets. Eerst wanneer we ons de verschuiving trachten voor te stellen, los maakt van de beweging, onder welker invloed ze tot stand kwam, zien wij in de peripherie van het blikveld de niet in meridianen gelegen lijnen, die wij met den blik volgen, van richting veranderen. Op gelijke wijze laat zich bij willekeurige beweging van de oogen en vooral van het hoofd de verschuiving over het netvlies als beweging der voorwerpen denken. Wat meer is: uit den primairen stand den blik op een zeer peripherisch gezien voorwerp richtende, kan men de voorstelling, dat dat voorwerp tot het hoofdblikpunt nadert, niet eens onderdrukken. En, merk op, terwijl we een verticale lijn, zijdelings in het blikveld continueel van richting zien veranderen (verg. bl. 12), houden wij ze toch overal, waar wij den blik er op laten rusten, voor verticaal: onbewust brengen wij het effect van den stand van het oog in rekening. — Bovendien kan men niet wel aannemen, dat, wanneer na beweging de

blik naar een te voren gefixeerd voorwerp terugkeert, het beeld van het onbewogen voorwerp weer dezelfde punten van het netvlies treffen zal. Immers iedere beweging van het oog verbindt zich met beweging van het hoofd, en de stand van het hoofd keert na iedere beweging niet met nauwkeurigheid terug. En brengt men hier willekeurig een verschil voort, door bij het terugkeeren van den blik het te voren bewogen hoofd stil te houden, dan weten wij toch even goed, of het voorwerp in rust gebleven is. Merkwaardig is het, hoe wij alle constante factoren onbewust compenseerend in rekening brengen. Wil men een sprekend bewijs: men fixeere binoculair een in de nabijheid opgehangen staafje en neige nu het hoofd langzaam afwisselend naar den eenen en naar den anderen schouder. Hierbij bestaan vooreerst de gezegde bewegingen van het hoofd en eene haar vergezellende draaiing om de gezichtsas; ten anderen bewegen zich de bliklijnen door een zeer samengesteld spiermechanisme afwisselend naar beneden en naar boven en tevens links en rechts; aan de andere zijde, verschuiven de beelden op het netvlies als gevolg dezer drie soorten van beweging, en verandert niet alleen de helling, maar ook de grootte der halfbeelden, wijl afwisselend het eene en andere oog verder van het staafje verwijderd is. En desniettegenstaande erkennen wij het staafje als onveranderd in vorm en richting en als aan zijn plaats gebonden.

Uit dit alles kom ik tot het besluit, dat de Raddrehung ook indien ze anders, mits constant, ware, het oriënteeren niet zou bemoeilijken. Men kan zich zelfs zeer goed denken, dat schijnbewegingen, die van raddraaiing afhankelijk zijn, onbewust aan het oriënteeren worden dienstbaar gemaakt.

Een tweede bezwaar meen ik dáárin te vinden, dat ik mij voor het door Helmholtz onderstelde doel den genetischen grond niet werkzaam denken kan. Dat is intusschen het postulaat: wij moeten het doel kunnen verplaatsen in het meer of min bewuste streven van het individu, om recht te hebben, de verwerkelijking door de wet van oefening te verklaren, en zouden er het bewijs voor dergelijk streven nog gaarne feitelijk bij zien aangetoond. Eenige moeilijkheid reeds levert mij de eerste wet. Hoe zal het oog genoopt worden, bij het terugkeeren van den blik denzelfden stand in te nemen? Wordt hij ingenomen, dan *zal*, zooals Helmholtz zegt, het voorwerp worden herkend als in rust te zijn gebleven. Maar *waarom* zal hij worden ingenomen? Dit wordt niet verklaard.

Minder bevredigend nog, uit het genetische oogpunt, is de verklaring der wet van Listing. Is de rad-draaiing werkelijk storend, dan zal bij iedere beweging zich het streven openbaren, om ze of geheel buiten te sluiten of althans te compenseeren. Maar om een typus te scheppen, die de gelukkigste verdeling der storingen in zich sluit en op iedere baan zich doet gehoorzamen, ik kan niet inzien, hoe eenig streven daartoe leiden zou. En ontbreekt het causale inzicht, is dan de verklaring wel vrij te pleiten van die verwerpelijke teleogie, die niet verder gaat dan te raden naar een doel?

Zuiver teleologisch is het standpunt, waarop Hering 1) zich in betrekking tot het vraagstuk plaatst. Ieder gevolg, dat hij wenschelijk acht voor de functie van het zien, verheft hij tot principe, en hij beschouwt het als interessant te overwegen, op welke wijze die principes

1) Beiträge zur Physiologie. S. 259. Leipzig. 1861.

zich zoo vereenigd laten denken, dat de noodzakelijke collisies onder elkander zoo gering mogelijk worden. In 't bijzonder behandelt hij drie principes, „*das Princip der einfachsten Innervation, des grössten Horopters, der vermiedenen Scheinbewegung*,” maar denkt nog aan vele andere.

Van het *Princip der einfachsten Innervation* geldt wel hetzelfde als van Fick's *Princip der kleinsten Muskelarbeit*, van noodzakelijk te zijn bij *ieder* levend mechanisme; dat *des grössten Horopters* heeft alleen betrekking tot het binoculaire zien en vordert, tot het zien op afstand beperkt, geen bepaalden vorm, maar slechts gelijkheid van beweging; dat *der vermiedenen Scheinbewegung* verschilt van dat van Helmholtz slechts in zooverre, als het de gunstigste verdeeling der storende raddraaing in het blikveld buiten rekening laat: Hering stelt zich te vreden, met te constateeren „dass das Princip der vermiedenen „Scheinbewegung durch das Listing'sche Gesetz leidlich-„gut erfüllt is, so weit das practische Bedürfniss reicht.” Nergens blijk van eenig streven naar een genetische verklaring!

Bij eene genetische verklaring zou het ideaal zijn, de bewegingen, in verband met de ontwikkeling van het gezichtsorgaan, door de verschillende ontwikkelingsphasen van het phylon te volgen. Dat ligt echter nog geheel buiten ons bereik. Wij kunnen slechts trachten, ons een algemeene voorstelling te vormen van den oorsprong der bewegingen, onafhankelijk van alle phase en toepasselijk zoowel op vroegere vormen als op een kind van onze dagen, ondersteld zelfs, dat het uitsluitend door persoonlijke praxis het verband tusschen de optische functie en de oogbewegingen moest ontwikkelen. Dergelijke algemeene voorstelling is mogelijk, omdat wij bij onze beschouwing geheel mogen abstraheeren van den

vorm der bewegingsorganen, om enkel te letten op de bewegingen; want de bewegingen brachten de bewegingsorganen tot ontwikkeling, naar de wetten van oefening en erfelijkheid, en de vorm dier organen is dus secundair. Hoe vicieus het is, uit de organen de bewegingswetten te willen verklaren, treedt hiermede eerst recht aan het licht.

Voor het ontstaan der zoogenoemde „*Sehsubstanz*” zoeken wij den grond in de photo-chemische werking der lichtgolven op de zich organiserende levende stof. Uit de bewegingen — aanvankelijk schier toevallige — van het gezichtsorgaan, reeds in zijn eenvoudigsten vorm, leiden wij de locaalteekens af, die der „*Sehsubstanz*” inhaerent zijn. Eenmaal ontwikkeld, konden deze wederkeerig hunnen invloed op de bewegingen doen gelden. Thans nog zien wij, zooals later blijken zal, de bewegingen, inzonderheid de binoculaire, door de locaalteekens beheerscht, die veel meer vastheid toonen dan de altijd zeer plastische spierwerking. Wij mogen aannemen, dat een bepaald gedeelte, waarschijnlijk het centrale, onder voorwaarden verkeerde, om gevoeliger te worden dan het overige. Denken wij ons nu, dat, bij den gewonen evenwichtsstand, in het peripherisch gedeelte een bijzondere indruk ontstond: de neiging, het centrale naar het corresponderend deel van 't gezichtsveld te keeren, — ook thans nog aan het gezichtsorgaan eigen, — kon daarbij niet uitblijven. Ongetwijfeld geschiedde dit dan in deze dan in gene richting, en telkens keerde het orgaan daaruit in zijnen primitieven stand, den toestand van betrekkelijke rust, terug. Aanvankelijk miste die beweging alle zekerheid. Het doel werd niet direct, maar zoekende langs omwegen bereikt. Ook de draaiing om de bliklijn, zoodra van deze sprake was, zal niet ontbroken hebben. Maar geen

omweg en geenerlei richting van draaiing had de overhand, en de gemiddelde, waartoe oefening leiden moest, was dus de kortste weg, met uitsluiting van draaiing om de bliklijn. Men ziet gereedelijk in, hoe met de regelmatigheid der beweging de scherpte der locaalteekens moest toenemen en deze wederkeerig aan de regelmatigheid der beweging kon bevorderlijk zijn. Zoo was de weg uit den primairen stand a naar een secundairen stand b gevonden. De eerste grondslag was gelegd voor de wet van Listing: bij beweging uit den primairen stand a naar b , en vice versa, draaiing der bliklijn om een bepaalde as, zonder draaiing om zich zelve. En om die wet nu verder met al hare consequenties te verwezenlijken, was niets verder noodig als de wet van D.: hoe heeft men zich haar ontstaan te denken?

Wij stelden ons voor, dat het oog uit den primairen stand a in een secundairen b overging, om daaruit telkens tot a , als den stand van betrekkelijke rust, terug te keeren. De neiging daartoe vinden wij nog duidelijk aanwezig. Dat moge nu ontelbare malen zijn voorgekomen. Soms moest echter de omstandigheid zich voordoen, dat, terwijl de blik op β gevestigd was, de indruk van een ander peripherisch punt β' de aandacht tot zich trok. Dit punt kon worden bereikt door van b in a terug te keeren en nu uit a het oog op β' te richten. Aanvankelijk zal dit aldus geschied zijn. Werd nu β' uit a gezien en in zijn ligging herkend, dan moest dit tot vergelijking leiden met den uit b verkregen indruk van β' . Het streven, om direct van b naar b' te komen, kon nu niet langer uitblijven. Vele wegen stonden daartoe open: zal nu ook, evenals van a naar b , de directe gevonden worden? Dat zou zijn draaiing om een as, loodrecht op het vlak, waarin de op β en op β' gerichte bliklijnen

gelegen zijn, — een draaiing, alsof de richting b de primaire stand ware. Die weg kon niet gevonden worden. De innervatie, die voor een bepaalde richting beslissend is, moest zich doen gelden. Uit ervaring was de innervatie bekend, waarbij het oog uit a in b' gebracht wordt. Om uit b naar b' te komen, wordt *absoluut* dezelfde innervatie gevorderd. En wordt daaraan volkomen voldaan, dan heeft het oog daarbij in allen deele den stand ingenomen, alsof het van a op β' was gericht geworden: hiermede ware de wet van D. verwezenlijkt. En daarin lag dan tevens opgesloten, dat bij het overgaan van b in b' het oog gedraaid zou zijn om een as, die de bliklijn een directie-cirkel deed doorloopen: de consequenties der wet van Listing waren vervuld.

Maar gesteld, dat β' uit β zoekende gevonden was, zonder onmiddellijk door het bewustzijn der gevorderde innervatie bepaald te zijn, en dat nu ook de stand niet nauwkeurig aan de wet van D. beantwoordde, dan zou toch de gevorderde innervatie zich hebben doen gelden, op het oogenblik, dat men zich voorstelde, den terugkeer uit b' naar a te ondernemen, wat immers in den regel volgen moest. Het is alsof men met telkens opgeheven hamer een spijker trof, maar nu aanleiding vond, den arm schuins naar boven te voeren, om eerst van daar de gewone plaats van uitgang te bereiken: wat er nu aan den stand ontbreken mocht, zal gecorrigeerd worden bij de voorstelling, om den slag toe te brengen, en na veelvuldige herhaling van den tweeledigen weg zal de correcte stand wel onmiddellijk worden ingenomen. Zoo ook met het oog, uit b in b' overgaande.

Hiermede meen ik van den oorsprong der wet van Listing voldoende te hebben rekenschap gegeven, en daarmede te gelijk van al hare consequenties, die men

mocht geneigd zijn tot genetische of teleologische factoren te verheffen.

Met den eersten grondslag voor de wet van Listing, de beweging uit a naar b , zonder raddraaiing, was de voorstelling verkregen van de rechte lijn, als den kortsten afstand tusschen twee punten. Met de beweging van b naar b' , in overeenstemming met dezelfde wet, waarbij de bliklijn een directie-cirkel beschrijft, werd de voorstelling van de rechte lijn ook aan de directie-cirkels verbonden. De beweging geschiedt door draaiing om een vaste as, zoodat de directie-cirkel, evenals de rechte lijn, over zich zelf verschuifbaar is, daarbij onder den invloed eener constante innervatie, — en wel absoluut dezelfde als die, waarbij de bliklijn, uit a in b' overgaande, een rechte lijn beschrijft: meer is er zeker niet toe noodig. Wij begrijpen nu tevens, dat, zooals het cyclocoop ons leerde, de beweging van den blik langs de directie-lijn de voorstelling van een rechte lijn in het gezichtsveld nog moet bevorderen. Van een gestrekte lijn geldt juist het tegendeel. Gefixeerd in de peripherie van het blikveld, schijnt zij recht, en den blik er langs bewegende (wij onderstellen, dat ze niet in een meridiaan ligt), waarbij van punt tot punt de draaiingsas verandert en de lijn op het netvlies dus niet in zich zelve verschuiven kan, zien wij ze gebogen. Ook uit het hoofdblikpunt nemen wij een gestrekte lijn in de peripherie van het gezichtsveld, buiten de richting der meridianen, bij voldoende abstractie als gebogen en een directiecirkel als rechte lijn waar.

Deze voorstellingen hebben zich in verband met de wet van Listing ontwikkeld.

In het bovenstaande heb ik de wet van Listing aanschouwelijk voorgesteld en getracht haren oorsprong te verklaren.

Geldt die wet nu in strengen zin? Men mag het niet onderstellen. Wij construeeren werktuigen naar een mathematisch beginsel en afwijkingen van dat beginsel zijn hier onvolkomenheden, die wij trachten te vermijden. Maar levende werktuigen, die niet geconstrueerd, maar onder voortdurende accommodatie geworden zijn, spotten met mathematische beginselen en vinden juist hunne volkomenheid in schijnbare afwijkingen, die om haar verband met de genetische factoren onze bijzondere aandacht verdienen.

Voor de bewegingen bij convergentie, gezwegen van de beide vormen van rolbeweging, kan, zooals nader blijken zal, van de wet van Listing zelfs geen sprake zijn. Maar ook de bewegingen met parallelle bliklijnen gehoorzamen haar niet volkomen. Is de afwijking hier gering, zij is zeer cardinaal; want zij treft het wezen der wet: de wet sluit alle draaiing uit om de bliklijn, bij beweging uit of door den primairen stand, en het feit is, dat eenvoudige stijging en daling van het blikvlak met draaiing om de bliklijn gepaard gaat. Dit feit is niets minder dan een negatie van de wet. Kon bij het aanwenden van de methode der nabeelden die rolbeweging verborgen blijven, zij openbaart zich onmiddellijk bij die der halfbeelden, die scherper en — even afdoende is, wanneer men niet den absoluten, maar alleen den betrekkelijken stand van de corresponderende meridianen der beide oogen te bepalen heeft.

Men fixeere een verwijderde horizontale lijn, de roede b. v. van een venster, tegen den hemel gezien, met beide oogen en brenge voor het eene oog, een zwak prisma met den hoek naar boven: de roede vertoont zich nu in twee halfbeelden, het eene boven het andere, die zoo goed als evenwijdig zijn; maar zij verliezen het paralle-

lisme, als men het hoofd sterk voor- of achterover buigt en het blikvlak dus doet stijgen of dalen. Bij het stijgen rijzen de halfbeelden voor rechter en linker oog aan de corresponderende zijden, omgekeerd bij daling. Die verandering in richting is het gevolg van symmetrische rolbeweging bij het stijgen van het blikvlak, in dien zin, dat de horizonten aan de buitenzijde dalen: deze rolbeweging noemen wij *positief*; de omgekeerde, aan het dalen van het blikvlak verbonden, *negatief*.

Om die rolbewegingen nauwkeurig te leeren kennen, bedienen wij ons van het Isoscoop (N^o. 46; voorts: Onderzoekingen. 3^{de} Ser. D. III). Dit werktuig dient in de eerste plaats om de hoeken H en V der schijnbaar verticale en horizontale meridianen te meten. De netvliesbeelden eener horizontale lijn liggen in de *werkelijk* horizontale meridianen. Projiciëeren zij zich niet in dezelfde horizontale richting, dan liggen de netvliesbeelden, die zich wel aldus projiciëeren, in andere meridianen, en deze zijn dan de *schijnbaar* horizontale. De hoek, dien ze vormen, wordt gevonden met den hoek van lijnen, die wij met de respectieve oogen voor gelijk gericht en horizontaal aanzien. Die hoek is in den regel positief: de schijnbare meridianen liggen aan de temporaal-zijde iets lager dan de werkelijke.

Grooter dan H is de hoek der schijnbaar verticale meridianen V. Om hem te zien, heeft men geen prisma noodig. Men fixeere den hemel in de richting eener smalle verticale roede, en deze vertoont zich nu in twee halfbeelden, die naar boven divergeeren. Die halfbeelden zijn gekruist; want sluit men het rechter oog, dan verdwijnt het linker halfbeeld, en omgekeerd (onvoldoende convergentie). Dus helt het halfbeeld van het rechter oog links, dat van het linker oog rechts over

de schijnbaar verticale meridianen daarentegen naar de gelijknamige zijde: de hoek V is constant positief. Daar hij altijd grooter is dan H , zoo kunnen ze door rolbeweging nooit beide te gelijk verdwijnen; dus kunnen nooit alle gelijk gerichte meridianen der beide oogen corresponderende punten hebben: hierin bestaat de door Helmholtz ontdekte incongruentie der netvliesen.

Het Isoscoop nu, waarmede wij V en H meten, is samengesteld uit: *a.* Twee vierkante ramen, die, draaiende om de middelpunten hunner verticale lijsten, den ruitvorm kunnen aannemen. In die ramen zijn twee (of meer) draden uitgespannen, evenwijdig aan die lijsten en bij alle draaiing daaraan evenwijdig blijvende. Op een graadverdeeling met nonius wordt de stand afgelezen. Staan de draden wat verder van elkander dan de oogen, zoo vertoonen ze, bij evenwijdige gezichtslijnen, twee halfbeelden dicht bij elkander, en die heeft men door draaiing der ramen slechts op het oog verticaal en evenwijdig te stellen, om den hoek V af te lezen. *b.* Twee soortgelijke ramen, draaibaar om de middelpunten hunner horizontale lijsten, dienen voor de bepaling van H .

Met het raamtoestel is een hoofdhouders verbonden met mondstuk, zoo gesteld, dat men, met de tanden daarin sluitende, zich in den primairen stand bevindt, terwijl tevens de grondlijn samenvalt met een as, om welke het raamtoestel aan twee armen draaibaar is (beginsel van Hering). Het raam nu volgende met stijgend en dalend blikvlak, kan men den invloed der veranderde richting op V en H bepalen.

Zoodoende nu is gebleken, dat op het doorgaans gebruikte blikveld de rolling nauwelijks merkbaar is, om eerst op de grenzen van het blikveld betrekkelijk sterk te stijgen. Desniettemin moeten wij vragen naar haren

oorsprong; want juist kleine afwijkingen onthullen dikwijls de werkende oorzaken. Ten onrechte zocht men een verklaring in de spieren, die met stijgend blikvlak tevens rolbeweging zouden moeten voortbrengen, — niet bedenkende, dat de innervatie, hetzij willekeurig, reflectorisch of automatisch, de spieren heeft doen worden wat ze zijn, en dat men, om de rolbeweging te verklaren, dus van de innervatie zou moeten rekenschap geven. Met de ontwikkeling der wetten van D. en Listing kan ik ze niet in verband brengen. Zou de grond ook in de convergentie schuilen?

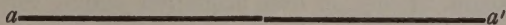
II. CONVERGENTIE.

Bij convergentie ontmoeten zich de bliklijnen in een punt, dat niet op oneindigen afstand ligt, — dat de oogen tot op weinige centimeters naderen kan. Ligt het punt in het mediaan-vlak, dan is de convergentie symmetrisch; ligt het er buiten, asymmetrisch. Het blikvlak kan daarbij iederen stand aannemen, maar is gewoonlijk naar beneden gericht, en hiertoe bestaat een bepaalde neiging, die zich van zelf moest ontwikkelen, omdat nabijgelegen voorwerpen in den regel lager dan de oogen geplaatst zijn en de buiging van het hoofd slechts voor een deel die ligging compenseert.

Voor het zien op afstand, met evenwijdige bliklijnen, is het binoculaire zien vrij onverschillig. Eerst bij het zien in de nabijheid met convergeerende bliklijnen, waarbij de perspectivische beelden op de beide netvliezen verschillen en zich tot het stereoscopische zien verbinden, krijgt het een groote beteekenis. Van de wet van Listing kan hierbij geen sprake meer zijn. De bewegingen worden beheerscht door de eischen van het binoculaire zien, en

in deze zullen wij ook den grond leeren kennen van de incongruentie der netvliezen.

Dat bij gelijke richting der bliklijn, onder den invloed der convergentie, het oog een anderen stand heeft, daarvan kan men zich door een eenvoudige proef overtuigen. Men houde een horizontale lijn, ruim 60 m.m. lang, op



hoogstens 25 c. m. van de oogen, en beschouwe deze met evenwijdige bliklijnen: de halfbeelden van rechter en linker oog hebben nu gelijke richting en vormen, aan elkander sluitende, een ongebroken lijn van de dubbele lengte. Hierin komt geen verandering, wanneer men, de oogen links en rechts bewegende, afwisselend het rechter oog op a en het linker op a' richt. Maar ziet men bij convergentie, zoodat *te gelijk* het rechter oog op a en het linker op a' gericht is, dan houden de halfbeelden op evenwijdig te zijn en zij vormen, aan elkander sluitende, een gebroken lijn met den top naar boven. Convergentie in het horizontale vlak gaat dus gepaard met rolbeweging (en wel met *positieve*), die bij beweging met evenwijdige bliklijnen in hetzelfde vlak uitblijft.

Ook met behulp der nabeelden kan men zich van de rolbeweging bij convergentie overtuigen (Volkmann en Welcker, Hering). Men fixeere in den primairen stand, terwijl beide oogen geopend zijn, maar het eene met een klein scherm bedekt is, op een verticalen band een gemarkeerd punt, achter hetwelk de grauwe wand insgelijks een merkteeken draagt (óp een dunne verticale lijn), en ga voort, nadat de band is weggerukt, dit merkteeken te fixeren: geschiedt dit bij onveranderde richting der bliklijnen, zoo vertoont het nabeeld zich verticaal (samen vallende met de verticale lijn), evenals de band; maar

geschiedt dit bij convergentie, door willekeurige draaiing der bliklijn achter het scherm, dan wijkt, bij mij althans, het nabeeld duidelijk van den verticalen stand af. — Deze proef eischt eenige oefening. Minder bezwaar levert wellicht de volgende. Aan weerszijden van een gekleurden verticalen band bevindt zich een verticale zwarte lijn. Men fixeere, weder in den primairen stand, een gemarkeerd punt van den band en convergeere, nadat de band is weggerukt, met horizontaal blikvlak zoo sterk, dat de twee zwarte strepen met overkruiste bliklijnen gefixeerd worden: die strepen overkruisen zich dan in het fixeerpunt, en het gekleurde nabeeld staat enkelvoudig tusschen de divergeerende zwarte strepen, dus een hoek vormende met de beelden der verticale lijnen zoowel van het eene als van het andere oog. Gereedelijk ziet men in, dat de overkruising der strepen in het gefixeerde punt reeds voldoende is, om de veranderde richting der meridianen naar de methode der halfbeelden te bewijzen; maar ik wenschte in een en dezelfde proef de beide methoden te verbinden, omdat Bloemert Schuurman (evenzoo Hamer) de afwijkingen bij de convergentie zeer wel naar de methode der halfbeelden had kunnen waarnemen, niet naar die der nabeelden, en daarom had gemeend aan de eerste alle bewijskracht te mogen ontzeggen 1). Hunne uitkomst bewees intusschen niets anders als dat de methode der nabeelden voor die der halfbeelden in scherpste moet onderdoen.

Zooals ik opmerkte, is de rolbeweging bij convergentie constant positief, maar loopt bij verschillende personen in graad zeer uiteen. Helmholtz verkreeg bij een

1) Vergelijkend onderzoek der bewegingen van het oog bij emmetropie en ametropie. Utrecht, 1863.

convergentie op 21 c. m. slechts $0^{\circ}.17'$, Volkmann op 30 c. m. reeds 1° op ieder oog. Hering 1) vond voor een convergentie van 20° op 60° een rolbeweging van $3^{\circ}.26'$, en naar zijne berekening had Meissner voor 41° convergentie eene rolbeweging van $2^{\circ}.17'$, von Recklinghausen voor een convergentie van 21° op 46° een rolbeweging van $1^{\circ}.40'$. Dastich alleen kon, naar Helmholtz mededeelt, geen invloed hoegenaamd constateeren. Mijne onderzoekingen hebben, zonder uitzondering, een *positieve* draaiing doen herkennen, — bij sommigen, zooals bij Van Moll, Engelmann en Küster, een zeer geringe, maar bij mij zelven niet minder dan 5° , en bij twintig anderen voor een convergentie, die gemakkelijk te bereiken was, van $0^{\circ}.6$ tot $2^{\circ}.75$, gemiddeld $1^{\circ}.8$, zonder onderscheid tusschen myopen en emmetropen (verg. bijlage I), — alles voor de rolbeweging van één oog.

Dezen invloed nu der convergentie heeft men als een afwijking van de wet van Listing behandeld. Dat kon geen inzicht geven in hare beteekenis. In plaats van hier te spreken van afwijkingen, moet het ons streven zijn, de eigen wetten op te sporen, die de beweging bij convergentie beheerschen.

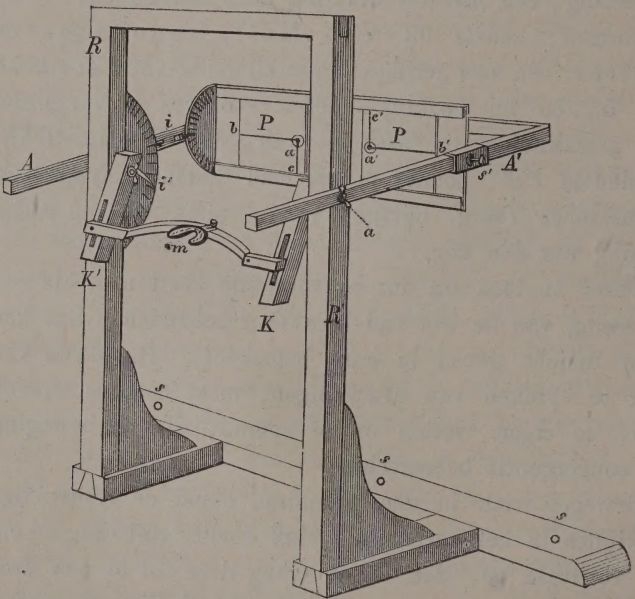
Bewegen zich in den primairen stand de evenwijdige bliklijnen in het horizontale vlak zonder rolbeweging om de verticale as, dan is de vraag deze, of er ook voor de bewegingen van convergentie een helling te vinden is van het blikvlak, waarbij zij geschieden om een as, loodrecht op dat vlak.

Voor mijn eigen oogen heb ik die vraag nauwkeurig onderzocht. De hoek H mijner schijnbaar horizontale

1) Die Lehre vom Binocularen Sehen. 1868. S. 92. u. f.

meridianen is betrekkelijk groot (des morgens gemiddeld $0^{\circ}.7$) en eerst bij een daling van het blikvlak van 45° tot 50° worden zij evenwijdig. Convergeer ik nu bij deze helling, dan ontstaat er negatieve rolbeweging. Maar geef ik aan het blikvlak een helling van ongeveer 38° , dan zijn en blijven ze, binnen ruime grenzen van convergentie, zoo goed als evenwijdig. Die helling kan dus in zooverre als *primaire stand* gelden voor symmetrische

Fig. 1.



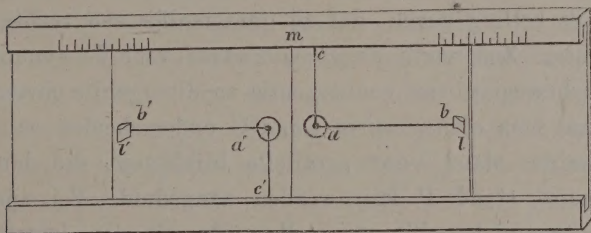
convergentie, als hierbij de halfbeelden eener horizontale lijn bij toe- en afnemende convergentie evenwijdig over elkander schuiven. Voor nauwkeurige bepalingen kan men zich bedienen van het boven beschrevene Isocoop. Maar even goed bereikt men zijn doel, — en zelfs, zooals blijken zal, een tweede bovendien — met een eenvoud-

diger werktuig, dat men Horopteroscoop noemen kan. (fig. 1.)

Het bestaat uit een vierhoekig houten blad PP , breed 38 ctm. hoog 14 ctm., verschuifbaar langs twee armen AA' , waarop men den afstand van het blad tot de oogen kan aflezen, en die draaien om de as a . Het hoofd is bevestigd door het mondstuk m , welks beugel aan de twee korte armen KK , draaibaar is om dezelfde as a ; beugel en mondstuk worden zoo gesteld, dat het hoofd scherp den primair stand P inneemt en dat de as a met de grondlijn der oogen samenvalt.

Het raam RR' , waarop de armen draaien, is door schroeven sss op een tafel bevestigd. — Op het houten blad, in sleuven verschuifbaar, bevinden zich twee kartonnen platen, die op de middellijn m (verg. fig. 2)

Fig. 2.



kunnen aaneen sluiten, dragende respectievelijk de horizontale lijnen ab en $a'b'$ en de verticale lijnen ac en $a'c'$. De twee platen kunnen door het trekken aan lisjes l en l' van elkander verwijderd worden, en de verdeling geeft nu aan, hoever de fixeerpunten a en a' uit elkander liggen. — Het houten blad is draaibaar om een as bij de schroef s' gelegen en gaande door de horizontale lijnen ab en $a'b'$. Bij verticalen stand wijst de index i der graadverdeling, die ter linkerzijde, loodrecht

op de richting van het houten blad, is aangebracht op 0° . — De index i' op de aan het raam bevestigde graadverdeeling wijst de helling aan van de armen A en A' , en daarmede den hoek s , dien, bij het fixeeren van a en a' , het blikvlak vormt met den primairen horizontalen stand.

De punten a en a' kunnen met en zonder overkruising worden gefixeerd. Geschiedt het zonder overkruising, bij een onderlingen afstand als die der draaipunten (ongeveer 64 mm.), dan zijn de bliklijnen evenwijdig; bij overkruising ligt het convergentie-punt op den halven afstand van het houten blad: alle graden van convergentie kan men verkrijgen, door óf het plankje op zijn armen, óf de kartonnen platen op het plankje te verschuiven. Bij het fixeeren van a en a' , hetzij met hetzij zonder overkruising der bliklijnen, sluiten twee halfbeelden tot ééne lijn aaneen, en men kan nu aan het blikvlak een zoodanige helling geven, dat zij gezamenlijk een rechte lijn vormen. Zoo wordt de *primaire stand* voor de symmetrische beweging van convergentie en divergentie gevonden. Ik zal hem als *primairen stand* C onderscheiden van den primairen stand voor parallelle bliklijnen, die dan als primaire stand P kan worden aangeduid. Zij zijn in zooverre niet gelijk te stellen als uit den laatste de parallelle bliklijnen zich in alle meridianen zonder radraaiing bewegen, terwijl in den eerste de bewegingen tot het blikvlak beperkt blijven.

Rijst nu het blikvlak boven den primairen stand C, dan ontstaat er, blijkens de richting der aaneensluitende halfbeelden, *positieve*, daalt het daar beneden, *negatieve rolbeweging*, — rolbeweging dus in gelijken zin als bij evenwijdige bliklijnen, en wel des te sneller, hoe sterker de convergentie: voor sterke convergenties kan men

daarom de gevorderde helling scherper inzetten dan voor zwakke.

Voor den primairen stand C vond ik bij alle onderzochte personen het blikvlak lager gericht dan voor den primairen stand P: de hoek, dien ze vormen, moge s heeten. Bij sommigen is hij gering, bij anderen aanzienlijk; bij mij stijgt hij tot 40° (zie bijlage 2).

Het verschil hangt samen met het bedrag der rolbeweging, die aan convergentie in den primairen stand P eigen is; want deze is natuurlijk des te grooter, hoe grooter de hoek s , dat is, hoe meer P boven C ligt. Bij Volkmann zal dus s vrij groot, bij Helmholtz zeer klein en bij Dastich gelijk 0° geweest zijn. Een soortgelijk geval (Dr. Grossmann) is ook mij voorgekomen. Bij de meesten bedraagt s 20° tot 30° , zooals ik zeide, constant in denzelfden zin.

Ik sprak van een tweede doel, dat zich met het horopteroscoop bereiken laat. Daartoe dienen de twee verticale lijnen $a c$ en $a' c'$, op het houten blad aanwezig, de eene naar boven, de andere naar beneden gericht. (Vergel. fig. 1 en 2). Sluiten bij de proef de horizontale tot een rechte lijn aaneen, dan vertoonen de halfbeelden der verticale ons de incongruentie der netvliesen: zij vereenigen zich dan bij loodrechten stand van het houten blad (i op 0°) tot een gebroken lijn. Kantelt men nu het blad om zijn as, terwijl de bliklijnen evenwijdig zijn en dus loodrecht staan op die as, dan blijft de lijn gebroken. Maar convergeeren de bliklijnen onder een hoek op die as, zoo wordt door achteroverkanteling de gebroken lijn tot een rechte, met andere woorden, de schijnbaar verticale meridianen snijden elkander in het hellende vlak. De kanteling moet des te grooter zijn, hoe grooter de incongruentie, des te kleiner, hoe sterker

de convergentie. Op het vlak ziet men nu de horizontale en de verticale lijn elkander rechthoekig overkruisen, en ook de halfbeelden van andere lijnen, die onder gelijken hoeken, resp. naar boven en beneden, van a en a' uitgaan, vertoonen zich als rechte lijnen. Wij hebben dus een vlak gevonden, dat wel horoptervlak mag heeten, al verdient het in streng mathematischen zin dien naam niet. De hoek s blijft voor iedere convergentie gelijk; de kantelingshoek α neemt af met de convergentie. Dit blijkt bij de proef; maar hij laat zich ook voor iedere convergentie uit den incongruentie-hoek berekenen naar de formule

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{\operatorname{tg} m}{\sin c}$$

waarin m de halve incongruentie-hoek ($\frac{1}{2} V-H$) en c de halve convergentie-hoek is.

Bij de proef vond ik voor convergenties op 1000, 500, 250, en 125 mm. ongeveer $\alpha = 37^\circ, 18^\circ, 12^\circ$ en 5° , wat met de resultaten der berekening, daarbij een incongruentie van $2^\circ.5$ ten gronde liggende, tamelijk overeenstemt (verg. bijlage 3).

Dit zoogenoemde horoptervlak is van groote beteekenis. Bij de proef ligt het convergentie-punt tusschen de oogen en het blad; maar men kan het blad na de proef nader brengen tot op het convergentie-punt en zoo de verschillende punten van dat vlak onmiddellijk binoculair fixeeren. Met behulp van een zwak prisma overtuigt men zich nu, dat bij symmetrische convergentie onder den hoek s de halfbeelden van lijnen, in verschillende richting op dit vlak door het blikpunt getrokken, elkander bedekken, en dat bij beweging van het blikpunt binnen zekere grenzen over dat vlak daarin geen merkbare

storing ontstaat. Bij zijdelingsche beweging heeft, zooals de nabeelden leeren, wel is waar raddraaiing plaats (in denzelfden zin, als bij gedaald blikvlak met evenwijdige bliklijnen); maar aangezien ze voor beide oogen gelijk is, treedt daarbij het vlak ook weinig buiten den horopter.

Men kan voorts op het blad een gedrukte bladzijde leggen, en het blijkt nu, dat ze zich zeer gemakkelijk laat lezen. Natuurlijker nog wordt de houding, wanneer men met den beugel, welks as met de grondlijn samenvalt, het hoofd eenige graden voorover buigt en het blikvlak evenveel laat dalen. Inderdaad plegen wij bij het vrije lezen en schrijven zoodanigen stand te kiezen. De halfbeelden van den regel, dien wij lezen, vinden zodoende hunnen horopter in de evenwijdige netvlies-horizonten, en terwijl de bliklijnen door draaiing om een onveranderlijke as (en bij voortgezette innervatie derzelfde spieren) over den regel voortschrijden, worden de aangrenzende woorden reeds indirect zoo scherp mogelijk gezien en zodoende de geleidelijke overgang op den volgenden regel verzekerd. De meesten zullen bovendien bemerken, dat zij bij toenemende convergentie het blad onwillekeurig meer loodrecht op het blikvlak kantelen, hetgeen reeds de neiging bewijst, om ook de verticale uitbreiding van het blad zoo goed mogelijk in den horopter te brengen. Hebben zij het blad in de hand, dan richten zij daarbij tevens het hoofd op, zonder de betrekkelijke helling van het blikvlak te veranderen; en ligt het boek op een hellend vlak, dan buigen zij het hoofd, maar bereiken ook in dit geval, dat het blikvlak meer tot den verticalen stand op de bladzijde nadert. Het vasthouden van den horopter wordt nog daardoor bevorderd, dat de bewegingen der oogen vrij beperkt, die van het hoofd betrekkelijk uitgebreid zijn. Om zich hiervan te overtuigen, houde men een staafje,

bijv. een potlood, zóó tusschen de tanden, dat men over de punt met een der oogen op het midden der bladzijde een letter fixeert: ziet men vervolgens naar het begin en naar het einde van den regel of wel boven of onder op de bladzijde, dan blijft de punt van het potlood bij de bliklijn achter, maar niet veel: dat weinige vertegenwoordigt de beweging der oogen 1). Dat bij uitgebreide bewegingen der bliklijn het lezen onder afwijkende helling, vooral bij schuinsche niet door den stand van het hoofd gecompenseerde richting der regels, bezwaren ondervindt, deels ten gevolge der niet corresponderende halfbeelden, deels van het gevorderde continueele draaien der oogen om instantaneele assen, zal men gemakkelijk bewaarheid vinden.

Wij hebben thans te onderzoeken, onder welke voorwaarden de bewegingstypus der convergentie zich ontwikkelde.

In de eerste plaats vragen wij naar den oorsprong der convergentie zelve en van den daaraan verbonden primair stand *C*.

Het zien bij convergentie onderstelt binoculair zien. Voor het binoculair zien is de eerste voorwaarde deze: dat zekere exquisite punten der beide netvliezen (in onze oogen de *foveae centrales*) beelden ontvangen van dezelfde voorwerpen. Hiertoe wordt een bepaalde betrekking in den stand der beide oogen gevorderd. Bij het pasgeboren kind is die betrekking met de gelijkmatige innervatie der spieren reeds *ongeveer* gegeven en blijft zich gelijk

1) Met Dr. Ritzmann heb ik een werktuig geconstrueerd, dat in staat stelt het aandeel der bewegingen van het hoofd en de oogen bij veranderde richting der bliklijn te bepalen. Verg. *Archiv für Ophthalmologie* B. XXI. H. 1. S. 131. Onderzoekingen D. IV.

bij de parallelle oogbewegingen, die kort na de geboorte, onder den invloed van gemeenschappelijke innervaties, worden waargenomen. Nu weten wij, hoe krachtig zich later de drang, om de bewegingen naardien eersten eisch van het binoculaire zien te accommodeeren, openbaart (o. a. bij proeven met prismas). Wij besluiten daaruit, dat eene zekere neiging daartoe ook reeds was aangeboren: en deze moest er toe leiden, om bij normale spieren de gevorderde richting der bliklijnen nog *nader* en *juister* te bepalen.

Trachten wij dieper in het vraagstuk door te dringen, dan stuiten wij op de onvolkomen kennis aangaande het binoculaire zien in de verschillende dierklassen. Wij weten, dat met het bezit van twee oogen het binoculaire zien nog niet gegeven is, dat, waar het bestaat, de exquisite punten tamelijk excentrisch kunnen liggen, en dat bij sommige vogels twee paren exquisite punten voorkomen, meer centrale voor het afzonderlijk zien van ieder oog, meer excentrische voor het binoculaire zien (Heinrich Müller). Maar van de overgangsvormen tusschen het dubbele monoculaire en het binoculaire zien is ons zoo goed als niets bekend. Bij den mensch ontmoeten wij het merkwaardige feit, dat, wanneer door buitenwaarts scheelzien het binoculaire zien wordt opgeheven, het netvlies voor ieder oog een absolute zelfstandigheid verkrijgen kan, zoodat ieder oog zijn eigen gezichtsveld heeft en bij alle standen daarin volkomen georiënteerd is. Dit feit leidt tot de onderstelling, dat, omgekeerd, het binoculaire zien een secundaire vorm is, die zich uit het dubbele monoculaire heeft ontwikkeld. Ook de wedstrijd der oogen, die zich bij het binoculaire zien nog zoo duidelijk doet gelden, schijnt daarvoor te pleiten. Het zou dan kunnen beginnen met het ontstaan van een tweede paar exquisite punten, die allengs tot

die van het dubbel monoculaire zien zouden kunnen naderen, om er ten slotte meê samen te smelten. Doch genoeg, ik wil mij niet in bespiegelingen verdiepen, zoolang onze vergelijkend anatomische en physiologische kennis op dit punt zoo uiterst gebrekkig is. Hoe het zij, — de exquisite punten van het binoculaire zien moesten zich, bij een gegeven stand der gezichtsorganen, in verband met de ligging van gelijke netvliesbeelden, ontwikkelen, en de neiging, om op die punten steeds corresponderende beelden te ontvangen, moest de oogbewegingen naar de eischen van het binoculaire zien beheerschen. In betrekking tot verwijderde voorwerpen konden de bliklijnen parallel zijn, en zoo ontwikkelde zich het verband der parallelle oogbewegingen. Maar van verwijderde voorwerpen overgaande op nabijgelegene, moesten de bliklijnen convergeeren, en de ontwikkeling van den tweeden typus, de symmetrische bewegingen van convergentie en divergentie, was daarvan het gevolg. Inzonderheid moest bij het langzaam naderen en verwijderen van een voorwerp het streven naar convergentie en divergentie zeer geleidelijk gewekt worden. En hier, als overal, werkte het streven scheppend op de innervatie en op het contractiele weefsel.

Nabij gelegen voorwerpen en bepaaldelijk onze lichaamsdeelen, de armen en de handen, die, met de betaste objecten, in het richten van het blikvlak wel de hoofdrol spelen, liggen lager dan onze oogen. Verdeelt zich nu hier als overal de gevorderde beweging tusschen het hoofd en de bliklijnen, dan moest het blikvlak dalen, en de convergentie-typus zich bij benedenwaarts gelegen blikvlak ontwikkelen.

Om welke as zullen nu de oogen draaien, terwijl met het naderen en verwijderen der handen en der voorwerpen

de convergenties vermeerderen en verminderen? Stellen wij ons voor, dat door de beweging bij evenwijdige bliklijnen de corresponderende punten der netvlieshorizonten reeds ontwikkeld waren, dan konden deze de symmetrische bewegingen bij haar ontstaan beheerschen, en het streven, om gelijke halfbeelden aan die horizonten te verbinden en bij de beweging horizontale lijnen in zich zelve te doen verschuiven, moest draaiing om een as, loodrecht op de horizontale meridianen, dat is loodrecht op het blikvlak, ten gevolge hebben. Maar onwaarschijnlijk is het niet, dat het binoculaire zien zich ook al aanstonds bij convergentie ontwikkelde, en dan hebben wij ons weder een zoeken te denken naar de eenvoudigste baan en als boven (blz. 19) te vragen naar de gemiddelde van al de omwegen, die dan toch ook geene andere zijn kan als draaiing om diezelfde as: wat hiervoor pleit is de omstandigheid, dat voor de meeste oogen de horizonten eerst bij zekere daling van het blikvlak volkomen correspondeeren. Bovendien bedenke men, dat convergentie en divergentie uitsluitend geschieden in het blikvlak, en dat de netvlieshorizonten genoegzaam in dit vlak liggen, niet slechts bij den primairen stand *C*, maar bij iedere helling van het blikvlak, — die alleen uitgezonderd, waarbij convergentie en divergentie uiterst zeldzaam voorkomen. De symmetrische bewegingen bepalen dus vooral de locaalteekens der corresponderende horizonten en maken tevens de horizontale lijn, zooals nog nader blijken zal, tot de eigenlijke basis van het stereoscopische zien.

Door het bovenstaande acht ik voldoende rekenschap gegeven van den oorsprong der convergentie zelve en van den daaraan verbonden primairen stand *C*, met zijne symmetrische bewegingen, om assen, loodrecht op het blikvlak. Groote individueele verschillen kunnen ons daarbij niet

verwonderen; want ongetwijfeld liepen ook de voorwaarden, waaronder de primaire stand *C* zich ontwikkelde, in het voorgeslacht zoowel als in het individu zeer uiteen.

Wij begonnen met aan te toonen, dat in den primairen stand *P* de symmetrische bewegingen met rolbeweging gepaard gaan, en omgekeerd vinden wij in den primairen stand *C* raddraaiing bij zijdelingsche beweging met parallelle bliklijnen. Klaarblijkelijk ligt dus aan de symmetrische bewegingen een bijzondere innervatie ten gronde. Wij kunnen dan ook in den normalen toestand de bliklijnen op verre na niet zoo sterk convergeerend naar het mediaanvlak richten, als elk oog afzonderlijk bij evenwijdige bliklijnen, en het vermogen tot convergentie, het zoogenoemde fusie-vermogen, is soms in hooge mate gestoord, zonder dat de draaiing naar het mediane vlak, afwisselend van het eene en van het andere oog, in 't minst geleden heeft. Eindelijk blijkt de specifieke innervatie bij convergentie dááruit, dat ze met accommodatie voor de nabijheid geassocieerd is.

Wij stellen ons nu voor, dat deze innervatie zich bij elken stand der bliklijnen, onafhankelijk van de innervatie, die dezen voortbracht, voegen kan, en telkens in werking treedt met het streven, om in de nabijheid te zien. En nu laat zich bewijzen, dat de hiervan afhankelijke spierwerking bij gestegen blikvlak een positieve, bij gedaald blikvlak een negatieve rolbeweging determineert, des te sterker, hoe meer het blikvlak van den primairen stand *C* is afgeweken en hoe hooger de graad is van convergentie 1). Van die rolbeweging schijnt daarmee voldoende

1) Bij een latere gelegenheid de spierwerking behandelende, hoop ik het hier beweerde duidelijk in het licht te stellen. Om er hier eenige voorstelling van te geven, diene het volgende. In den primairen stand *P* draait de *m. rectus internus* het oog

rekenschap gegeven. Niet de spierwerking, als zoodanig, — men onderscheide dit wel, — maar de innervatie, waarvan ze afhangt, wordt tot verklaring der rolbeweging ingeroepen.

Gelijke rolbewegingen nu hebben wij bij evenwijdige bliklijnen aangetroffen en haren oorsprong daar onverklaard gelaten: zou de grond, zoo eindigde ik, ook in de convergentie schuilen? En in waarheid: bestaat bij het zien naar boven en beneden een zekere neiging resp. tot divergentie en convergentie, dan moeten, om de bliklijnen evenwijdig te houden, omgekeerd de innervaties tot convergentie en divergentie daarbij in werking treden. Mij dunkt, dat het ontstaan der rolbeweging bij evenwijdige bliklijnen hiermede voldoende is toegelicht.

om een as, loodrecht op het blikvlak. In den primairen stand C kan die spier alleen het oog niet meer om een zoodanige as draaien, want zij heeft opgehouden in het blikvlak te liggen: zij werkt nu tevens onder een zekeren hoek op de bliklijn en zou dus bij het adduceeren ook een negatieve draaiing om de bliklijn voortbrengen. Die draaiing bestaat echter bij het convergeeren niet. Ze wordt dus gecompenseerd, en die compensatie is slechts mogelijk door gelijktijdige contractie van de onderste rechte en de onderste schuinsche spier. Beide liggen met hare antagonist in een verticaal vlak en elk van haar heeft een composante op de transversale as en een op de gezichtsas (Onderz. Lab. III. 2. p. 385). Die op de transversale as werken in tegenovergestelden zin (hebben verschillende half-assen) en kunnen elkander dus neutraliseeren. Die op de gezichtsas werken in gelijken zin, als positieve draaiing, en neutraliseeren gezamenlijk de negatieve draaiing, die van den m. rectus internus uitgaat. Hoe sterker nu de convergentie en hoe grooter de daling is van het blikvlak, des te meer compensatie wordt er gevorderd. Nu is het duidelijk, dat, wanneer bij stijgend blikvlak die compenseerende beweging in gelijke mate voortduurt, zij een overwicht zal verkrijgen en dat zij bij verder dalend blikvlak onvoldoende worden zal. De geconstateerde rolbewegingen kunnen daarvan 't gevolg zijn.

Intusschen zou men kunnen vragen, waarom bij convergentie het streven is uitgebleven, om bij elken stand van het blikvlak draaiing te verkrijgen om een as, loodrecht op dat vlak, om dus bij iedere helling de schijnbaar horizontale meridianen evenwijdig te houden. Bij uitzondering komt dit tot in zekere mate werkelijk voor (Helmholtz, Dr. Grossmann). Overigens geloof ik, dat zich daarop het volgende laat antwoorden. De symmetrische bewegingen werden, zooals wij zagen, schier alleen bij gedaald blikvlak gevorderd. Tusschen die daling en die bewegingen moest zich dus een associatie ontwikkelen. Kwam er nu convergentie voor bij een anderen stand van het blikvlak, dan lag in de convergentie een auxiliaire aanwijzing voor dien stand, voor de ligging dus van het gefixeerde voorwerp, en tevens een zekere aanmaning, om aan het hoofd of aan het voorwerp, wat immers bij het zien in de nabijheid zoo gemakkelijk geschieden kan, een anderen stand te geven, zonder dat inmiddels uit die *voorbijgaande* incongruentie eenigerlei stoornis van het zien voortvloeide. Het streven, om in elken stand van het blikvlak bij de symmetrische bewegingen rolling te vermijden, kon zich dus niet sterk doen gevoelen. Overigens is het een feit, zooals later blijken zal, dat, wanneer men horizontale lijnen buiten den primairen stand C *eenigen tijd* convergeerend blijft fixeeren, de neiging, om door symmetrische rolbeweging de halfbeelden te vereenigen, niet uitblijft.

Wij hebben boven gezien, dat, terwijl wij met benedenwaarts blikvlak convergeeren, het vlak, waarop wij bij voorkeur zien, nog sterker achterover helt. Die sterkere helling bleek in verband te staan met den hoek V—H en werd bij iedere convergentie daarvan afhankelijk gemaakt. Maar zou toch oorspronkelijk de gekozene helling niet

de oorzaak kunnen zijn en $V-H$ het gevolg? Werkelijk geloof ik, met die helling den genetischen grond der zoo raadselachtige incongruentie gevonden te hebben. Zoo-danige helling werd niet gekozen, omdat het binoculaire zien ze vorderde; maar zij was noodig, om het afschuiven en vallen der voorwerpen, waarmee men zich bezig hield, te voorkomen. En zoolang ons geslacht arbeid verrichtte op een vlak, naderende tot het horizontale, zonder dat bij zekere buiging van het hoofd het hellend blikvlak loodrecht op dat vlak kwam te staan, was met de neiging, om voor de halfbeelden corresponderende punten te vindiceeren, de voorwaarde gegeven voor het ontstaan der incongruentie tusschen de horizontale en verticale meridianen. En dat die neiging bestond, blijkt reeds daaruit, dat die incongruentie, eenmaal geworden, ook waar wij zonder handenarbeid in de nabijheid wenschen te zien, bijv. bij het lezen, de betrekking tusschen de richting der bliklijnen en het vlak, waarop wij zien, beheerscht. — Voor het rusten der armen was het bedoelde vlak even gewenscht. Werkt de schilder op een bijna staand vlak, dan zoekt hij een steunpunt voor zijn arm op een hellenden stok.

Helmholtz meende, zooals men weet, eene genetische verklaring voor den hoek V te vinden in het streven, den beganen grond als horopter te hebben. Intusschen maakte Hering 1) de opmerking, en de juistheid hiervan is ons door de onderzoekingen van Van Moll 2) nader gebleken, dat de waarde van den hoek V slechts bij hooge uitzondering daaraan ongeveer voldoet. Bovendien betwijfel ik, of van de zijde van den beganen grond een sterke drang

1) Beiträge. S. 348.

2) Onderz. Labor. Utrechtsche Hoogeschool. 3de reeks. III. 1. 1874.

op de corresponderende meridianen zou kunnen uitgaan. Dicht voor onze voeten is bij nagenoeg horizontaal blikvlak de ligging te excentrisch, om het onvolkomen samenvallen der halfbeelden merkbaar te doen worden, en op eenigen afstand waarschuwt elke buitengewone indruk ons vroeg genoeg, om er nog bij tijds den blik op te richten.

In de nabijheid daarentegen, binnen het bereik onzer handen, moeten wij, het eene fixeerende, het andere, dat indirect gezien wordt, kunnen grijpen, en hoe dichter het zich bij het horoptervlak bevindt, des te nauwkeuriger is, in overeenstemming met de wet van Fechner, de afstandsbepaling, die daartoe gevorderd wordt. Bij een helling, waaronder ongeveer de objecten liggen, waarmee wij ons in de nabijheid bezig houden, heeft de horopter de hoogste beteekenis. Bij het zien op afstand is het voldoende, dat de schijnbaar horizontale meridianen, waarin zich de bliklijnen nu hoofdzakelijk bewegen, nagenoeg samenvallen, en dit is in werkelijkheid bereikt: is er nog eenige afwijking, het zien naar den horizont of naar horizontale lijnen corrigeert ze, zooals wij zien zullen, door symmetrische rolbeweging. De hoek der schijnbaar verticale meridianen brengt hier geen stoornis aan. Immers van stereoscopisch zien, in het bijzonder van het herkennen der helling eener staande lijn in het mediane vlak, kan bij het zien op afstand geen sprake zijn, en de constante hoek V , waaronder hare halfbeelden zich in het convergentie-punt overkruisen, blijft onbemerkt en lost zich op in de voorstelling eener gemiddelde richting. Wel is waar, zal het boven en onder het convergentie-punt gelegene indirect wat minder nauwkeurig gezien worden; maar aan nauwkeurig zien daarvan bestaat geen behoefte.

Met deze zienswijze plaats ik mij, onverminderd mijnen

eerbied voor zijne studien over den mathematischen horopter, lijnrecht tegenover die van Hering. Deze schrandere geleerde acht den horopter „nur dann von besondern Nutzen, „wenn sich die Augen mit fernen Dingen beschäftigen,“ van luttel waarde daarentegen bij het zien in de nabijheid, „weil die Aussendinge meist körperlich sind, und also „immerhin nur theilweise im Horopter liegen könnten.“ (Beiträge. S. 262). Maar juist ten behoeve van het stereoscopische zien, — en dit ziet hij voorbij, — is de groepeerings der voorwerpen, waarmede wij ons bezig houden, in de nabijheid van een ideaal horoptervlak zoo uiterst belangrijk. Streven wij daarnaar bij iederen handenarbeid, dan zijn de condities, waaronder de arbeid geschiedde, tevens die, waaronder zich de correspondentie der netvliezen ontwikkelde. In hoeverre nu individuele oefening in staat is, deze te wijzigen, waag ik niet te beslissen. Wij weten, dat ieder oog aan de lijnen van een kruis, dat rechthoekig gezien wordt, een richting geeft in verband met de incongruentie tusschen de beide netvliezen, en dat de hoek dien de voor elk der oogen verticaal schijnende lijnen van het kruis vormen, den hoek V doorgaans tamelijk nabij komt: nu is het zeker een belangrijke vraag, die nog op hare beantwoording wacht, of, wanneer het eene oog kort na de geboorte of ook later is verloren gegaan, het overgeblevene de lijnen van het kruis zuiver rechthoekig stellen zal.

De groote individuele verschillen van den hoek V kunnen in elk geval verklaard worden uit de uiteenlopende voorwaarden, waaronder zich hetzij in het individu hetzij in het voorgeslacht de genoemde hoek ontwikkelde.

Uit bijlage II zal gebleken zijn, dat voor mijne oogen de voor den primair stand C gevorderde helling van het

blikvlak niet constant is, maar met toenemende convergentie afneemt. Ik meende aanvankelijk hierin een grond gevonden te hebben van de rolbeweging, die in positieven zin aan het rijzen, in negatieven aan het dalen van het blikvlak verbonden is. Een hooger gelegen punt ligt op het horoptervlak verder van de oogen verwijderd en wordt dus bij minder convergentie gezien, die ook minder positieve rolbeweging medebrengt, en deze zou kunnen gecompenseerd worden door eene positieve rolbeweging, aan het stijgen van het blikvlak verbonden. Die compensatie treedt nu in, en wel krachtens het streven, dat zich onder alle omstandigheden openbaart, om de halfbeelden van horizontale lijnen te doen samenvallen. Zou dan, zoo vroeg ik, de positieve rolbeweging, aan het stijgen van het blikvlak verbonden, hierin niet haren grond hebben? En is dit zoo, zoo ging ik voort, zijn wij dan niet gerechtigd, de bij evenwijdige bliklijnen aan stijgend en dalend blikvlak verbonden rolbeweging aan dezelfde oorzaak toe te schrijven?

De verklaring scheen niet onaannemelijk. Maar zij moest verworpen worden, althans als hoofd-moment, toen het bleek, dat bij anderen voor verschillende graden van convergentie genoegzaam dezelfde primaire stand C gevonden wordt. De geassocieerde innervatie gaf mij nu boven eene verklaring aan de hand, die eene meer algemeene gelding heeft.

Ik moet nu ook trachten rekenschap te geven van de exceptie, die mijne oogen opleverden. Zij schijnt mij samen te hangen met den bijzonder grooten hoek H, die, buiten allen invloed der in het gezichtsveld aanwezige lijnen gemiddeld $0^{\circ}.8$ bedraagt en tot 1° en meer stijgen kan. Het blikvlak moet ongeveer 50° naar beneden worden gebracht, om dien hoek te doen verdwijnen. Bij convergentie zoeken wij ook zoodanige helling op, waarbij hij verdwijnt,

en het blikvlak zal, om dat te bereiken, dus altijd meer moeten dalen, dan zonder den grooten hoek H door den primairen stand C zou zijn gevorderd. Maar aangezien de negatieve rolbeweging, voor gelijke daling beneden den primairen stand C, des te sterker is, hoe sterker de convergentie, zoo zal, met toenemende convergentie de voor compensatie gevorderde daling kleiner en kleiner worden. Dit voert mij tot de conclusie, dat, afgezien van den grooten hoek H, de primaire stand C eigenlijk nog iets hooger zou liggen dan bij mijn sterkste convergentie gevonden wordt.

III. PARALLELE ROLBEWEGING.

In 1858 trad Alexander Hueck op met de leer, dat, bij het overhellen van het hoofd naar den schouder, de beide oogen zich in den tegengestelden zin om de gezichtsassen draaien: hij ging zoo ver te beweren, dat bij een overhelling van 25° tot 27° de verticale meridianen ten gevolge dier rolbeweging haren verticalen stand nog onveranderd behouden. Die theorie vond van vele kanten bijval. Sommigen meenden ook, evenals Hueck, aan de vaten van de conjunctiva en aan de iris dergelijke rolbeweging te constateeren. Maar tegen de methode der nabeelden was zij niet bestand. Ik overtuigde mij, dat een lijnvormig nabeeld, in den primairen stand aan den verticalen meridiaan verbonden, bij de minste overhelling van het hoofd gereedelijk die overhelling volgt, en dat die meridiaan dus zelfs geen fractie van een graad verticaal blijft. De proef werd algemeen bevestigd en de theorie van Hueck ter zijde gesteld.

Eerst 25 jaren later zou blijken, dat Hueck ten deele recht had. Astigmatisme, zooals men weet, wordt door

cylindrische glazen geneutraliseerd, — bij een bepaalden stand der as van den cylinder. Javal, zelf astigmatisch, neigde, gewapend met den neutraliseerenden bril, zijn hoofd ter zijde en vond, dat de correctie nu onvolkomen werd: het oog, zoo besloot hij, moest achter den cylinder om zijn as gedraaid zijn. Zoo was het inderdaad. Die draaiing bedraagt echter slechts een kleine fractie van de overhelling van het hoofd, voor geringe graden ongeveer $\frac{1}{3}$, voor sterke nauwelijks $\frac{1}{10}$, — eenigszins verschillende bij verschillende personen, — en ze kon dus bij de proef met het nabeeld ligt verborgen blijven: inderdaad, wie de proef neemt, komt in den waan, dat de helling van het nabeeld aan die van 't hoofd gelijk is. Op verschillende wijzen kan men zich nu echter overtuigen, dat het nabeeld achterblijft bij deze 1). De kleine toestel, boven beschreven (bl. 7), die tot contrôle der wet van Listing en D. diende, laat zich daarvoor gebruiken. Eerst de basis van den gekleurden strook en eenige sekunden daarna den top fixeerende, ziet men het nabeeld in de verlenging van den strook. Maar neigt men, na fixatie, het hoofd ter zijde, dan ziet men het nabeeld aan den top een hoek maken met den strook: de strook ligt dus niet meer in den meridiaan, waarin hij lag, toen hij het beeld vormde, waarvan zich nu het nabeeld vertoont. — Ook om de rolbeweging aan de iris en de vaten der conjunctiva te zien, heb ik een middel aan de hand gedaan. De door Hueck waargenomen rolbeweging had ik gemeend, aan de vergezellende beweging der bliklijn te mogen toeschrijven. Om die uit te sluiten, liet ik het oog zich zelf waarnemen in een spiegelkje, dat met een mondstuk tusschen de tanden

1) Zie de proeven Helmholtz, Skrebitsky, Nagel, Woinow en bij Mulder, l. c.

werd geklemd, en terwijl de richting der bliklijn in betrekking tot het hoofd nu onveranderd bleef, kon ik geen rolbeweging van het oog ontdekken. De methode is, in beginsel, onberispelijk en heeft later in betrekking tot andere vraagstukken groote diensten bewezen; maar de juistheid der waarneming schoot te kort: met evenwijdige bliklijnen ziende, kon ik voor den kleinen afstand van het spiegelbeeld niet accommodeeren, en met een convex brilglas voor het oog was het verschijnsel nog minder te zien. In plaats van een gewoon spiegeltje, neem ik nu een op de achtervlakte verfoeliede biconvexe lens (No. 38) en overtuig mij zonder moeite, dat het oog, in het algemeen de overhelling van het hoofd volgende, toch ook een kleine rolbeweging ondergaat in tegengestelden zin.

De rolbewegingen zijn voor beide oogen constant even groot, en dus werkelijk parallel. Ik overtuigde mij hiervan door op een mondstuk twee staande staafjes te plaatsen (No. 39), op 70 mm. van elkander en resp. evenwijdig aan de twee schijnbaar verticale meridianen; zij vertoonen dus, bij evenwijdige bliklijnen, parallelle halfbeelden nabij elkander, en — deze blijven parallel bij alle bewegingen van hoofd en tronk.

Om de rolbeweging als functie der overhelling te meten, is de nauwkeurigste methode die, welke Dr. Mulder in mijn laboratorium volgde. Het voor die proeven door mij geconstrueerde werktuig (No. 41) bestaat uit een hoofdhouder, draaiende om een horizontale as, loodrecht op de grondlijn (overhelling dus naar den schouder), en in iederen stand door den waarnemer snel en gemakkelijk vast te zetten. Bij daarin bevestigd hoofd, en wel nauwkeurig in den primairen stand, fixeert het oog 20 sekunden ongeveer een lichtlijn van gasvlammen op afstand, als middellijn

van een groote schijf, dooft ze door een kleine handbeweging tot op een minimum uit, draait nu het hoofd in den hoofdhouder en zet dezen door een tweede handbeweging weder vast, juist terwijl het nabeeld met een uitgespannen middellijn der schijf van bekende richting samenvalt: het verschil tusschen de helling dezer middellijn en die van het hoofd, beide scherp te bepalen, is de rolbeweging. Zij komt zoowel bij convergentie als bij evenwijdige bliklijnen voor.

Ik moet hier nog bijvoegen, dat, zooals reeds door Breuer beweerd was, de rolbeweging bij snelle overhelling aanvankelijk iets verder gaat, om echter in minder dan een secunde weer terug te wijken.

Wanneer wij naar een verklaring zoeken van de parallelle rolbewegingen dan is de eerste vraag deze: kennen wij andere bewegingen, die onder analoge voorwaarden ontstaan?

Nagel heeft gevonden dat, bij ligging op den rug eene draaiing om de vertikale as van het lichaam rolbeweging voortbrengt; maar, goed geanalyseerd, blijkt deze een direct uitvloeisel te zijn van de boven behandelde.

Werkelijk analoog, maar toch verschillend van deze, is in de eerste plaats de rolbeweging, die ontstaat, wanneer, bij horizontaal naar beneden gericht aangezichtsvlak, het hoofd in een horizontaal vlak wordt heen en weer bewogen. Die rolbeweging is door Breuer 1) onderzocht. Hij richtte de proef zoodanig in, dat het hoofd, bij naar beneden gericht aangezichtsvlak, draait om eene as, die, loodrecht op de grondlijn, van den neuswortel naar het

1) Ueber die Function der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Medicinische Jahrb. I. 1874.

achterhoofd gaat. Ook naar andere methoden werd ze door Mulder en mij onderzocht en bevestigd gevonden. Deze rolling is echter slechts een voorbijgaande: uit den aard der zaak kan ze niet blijvend zijn.

Voorts, de zijdelingsche beweging der oogen bij draaiing van het hoofd om de verticale as: vraagt men iemand, het hoofd heen en weêr te bewegen (het gebaar der ontkenning), dan zal men meestal vinden, dat het oog die bewegingen of niet of onvolkomen volgt; eveneens, wanneer men, achter iemand staande, met de op de slapen gelegde handen diens hoofd de gezegde beweging doet ondergaan. Bij gesloten oogen vertoont het nabeeld eener vlam daarbij ook minder uitgebreide bewegingen dan het hoofd.

Duidelijk toonen de schokkende bewegingen van een nabeeld bij voortgezette draaiing om de lengteas van het lichaam, dat de bliklijnen daarbij ook telkens achterblijven.

Bij draaiing van het hoofd om een dwarse horizontale as hebben de oogen almede de neiging dezelfde voorwerpen te blijven fixeeren, zooals het vizier van een tusschen de tanden geklemd staafje leeren kan.

Voorts met sterk gebogen hoofd, het aangezicht horizontaal, den blik op den grond vestigende, overtuigen wij ons, op dezelfde wijze, dat de oogen de buiging niet volkomen volgden, en bewegen wij ons nu in dien stand voor- en achterwaarts, dan bestaat even kennelijk een zekere drang, om den blik met het voorbijschuivende vlak te laten medegaan.

Bij den gewonen gang gaat het hoofd voor iedere schrede op en neer, zonder eenigen invloed op het fixeerpunt, en ook bij het gaan zitten en oprijzen van den stoel wordt dikwijls de hoofdbeweging gecompenseerd.

Eindelijk, wanneer men, in een wagen passief voor- of achteruit bewogen, den blik ter zijde heeft gericht,

heeft men moeite, om door abstractie van alle voorwerpen de oogen bewegeloos in de orbita te fixeeren: telkens blijven ze als aan de voorwerpen hangen, om dan weêr een kleinen sprong te doen.

Bij gesloten oogen duren, zooals de nabeelden leeren al die verschijnselen meer of minder voort, en waarschijnlijk zal men ze ook bij blinden aantreffen.

Deze feiten nu toonen aan, dat er een neiging bestaat, de bewegingen van het hoofd en van het lichaam door oogbewegingen te compenseeren, een neiging dus, om voorwerpen, die werkelijk in rust zijn, zoolang het ons niet te doen is om andere voorwerpen te zien, aan dezelfde punten van het netvlies gebonden te houden. Bij de gewone bewegingen van het hoofd komt die neiging reeds sterk uit. Levendige personen, met wie wij in gesprek zijn, maken voortdurend allerlei gesticulaties met het hoofd en houden daarbij meestal onveranderd den blik op ons gevestigd. Velerlei mechanische arbeid vordert bewegingen van het hoofd, terwijl de blik voortdurend op hetzelfde punt moet gericht blijven: ook hier zijn de compenseerende oogbewegingen onmiddellijk en gelijktijdig gegeven. 't Is het tegengestelde van hetgeen wij zien gebeuren, wanneer een indirect gezien punt onze aandacht en daarmede den blik tot zich trekt: de oogen snellen derwaarts, en het hoofd, ja het geheele lichaam, werken in gelijken zin en volbrengen een deel van den weg: de associatie is zoo dringend, dat er veel wilskracht vereischt wordt, om ze te overwinnen. Doch schier even regelmatig werkt de compenseerende associatie, die wij hier ter sprake brachten, en die wij tot verklaring der rolbeweging wenschen in te roepen.

Neigen wij het hoofd *langzaam* naar den schouder, terwijl wij bijv. een verticale lijn beschouwen, dan com-

penseert de voorstelling dier beweging den overgang van het beeld op andere meridianen: de lijn schijnt niet van richting te veranderen. Voor een lichtlijn in het duister is intusschen die compensatie ontoereikend: deze schijnt dan naar de tegenovergestelde zijde over te hellen en, om verticaal te schijnen, moet ze naar dezelfde zijde geneigd zijn als het hoofd.

Geschieden de bewegingen *snel* en daarbij afwisselend links en rechts, dan beantwoordt de verticale lijn die onder alle omstandigheden met bewegingen rechts en links. Zoo weinig absolute aanwijzing de meridianen ons omtrent helling geven, zoo nauwkeurig verraden ze bij vergelijking de hoeken, waaronder twee lijnen zich in het gefixeerde punt kruisen; en het is nu zeer begrijpelijk, dat, wanneer met betrekkelijk groote snelheid het beeld van den eenen op den anderen meridiaan overgaat, ondanks het compenseerend bewustzijn der hoofdbeweging, schijnbeweging, uit de netvliesindrukken als geabstraheerd, zich opdoet. Meer nu is er niet noodig, naar hetgeen wij gezien hebben, om den aanstoot tot rolbeweging te geven. Juist dat deze bij snelle bewegingen, waarbij, zooals ons boven gebleken is, de schijnbeweging het sterkst is, zich als voorbijgaande rolbeweging ook sterker ontwikkelt, is het zekerst bewijs, dat zij in de neiging tot compensatie haren grond heeft, en wij mogen ze hiermede genetisch verklaard achten. Aan de andere zijde, vinden wij de verklaring van hare onvolkomenheid in den minder sterken dwang tot het binden der meridianen dan tot het vasthouden der gefixeerde punten, waartoe de boven besprokene analoge gevallen betrekking hebben, maar waaraan de zijdelingsche overhelling van het hoofd geen afbreuk doet.

De associatie tusschen de rolbeweging en de over-

helling van het hoofd is zoo innig, dat zij bij gesloten oogen, bij blinden, ja zelfs, naar het schijnt, bij blindgeborenen niet ontbreekt. Hieruit te besluiten, dat zij niet van de netvliesindrukken zou uitgaan, verraadt gebrek aan inzicht in den oorsprong van het verband onzer verichtingen.

Ook kan het niet bevreemden, dat de van rolbeweging afhankelijke stand der oogen, zoolang de overhelling duurt, in genoegzaam constanten graad aanhoudt, te minder, omdat die stand zou kunnen bijdragen tot eene juistere voorstelling omtrent de richting in de ruimte, zooals, in aansluiting aan Nagel's verklaring van de rolbeweging, door Mulder werd betoogd.

De merkwaardige ontdekking van Flourens (1842), dat na het doorsnijden der halfeirkelvormige kanalen van het inwendig gehoor de dieren slingerende en tuimelende bewegingen vertoonen, heeft in onzen tijd door de onderzoekingen van Goltz, Mach, Breuer en Brown tot de theorie geleid, dat die kanalen zintuigen zouden zijn „für das Gleichgewicht des Kopfes und mittelbar des „ganzen Körpers.“ De leer is deze: „dass die Ampullen-„nerven, vermöge ihrer specifischen Energie, jeden Reiz „mit einer Drehempfindung beantworten“ (Mach).

Genoemde schrijvers schijnen nu geneigd, om alle bewegingen van het oog, die het gevolg zijn van bewegingen van het hoofd of van een veranderden evenwichtstoestand, uit dat zoogenoemde evenwichtsorgaan af te leiden. Breuer vooral gewaagt telkens van reflex-bewegingen, ten gevolge van prikkeling van de zenuwen der ampullae. In de eerste plaats dient te worden opgemerkt, dat het woord *Reflex* hier niet in den gewonen zin gebruikt is. Reflex wordt ondersteld

zonder bewustzijn te kunnen verlooopen, en bij de prikkeling van het evenwichtorgaan is daarentegen de gevolgde beweging onafscheidelijk van de voorstelling. En dit brengt ons tot het cardinale punt: de voorstelling zelve is de voorwaarde der beweging, en iedere factor, die de voorstelling uitlokt, bepaalt daarmee tevens de daarvan afhankelijke bewegingen. Zoo overtuigen wij ons gemakkelijk, dat alle kleine hoofdbewegingen, bij het fixeeren van een voorwerp, *gelijktijdig* door geassocieerde beweging der oogen gecompenseerd worden. En merken wij dit op bij draaiing van het hoofd om de verticale en horizontale as (verg. bl. 50), er bestaat geen de minste reden, om het niet evenzeer van toepassing te achten op de rolbewegingen, die aan zijdelingsche overhelling van het hoofd verbonden zijn. Moest hierbij door beweging van het hoofd een spanning der endolymphe voortgebracht en aan de ampullae meêgedeeld worden, om eerst dan reflex-beweging uit te lokken, dan zou deze wel ongeveer $\frac{1}{10}$ seconde achterblijven, en iedere beweging van het hoofd zou beginnen, met het fixatiepunt te veranderen. Bij de willekeurige beweging schrijven wij dus de bewegingen van het hoofd en van de oogen aan gelijktijdige, of, indien men wil, aan een en dezelfde gecompliceerde impulsie toe. Ook waar wij het oogenblik eener passieve beweging kunnen voorzien, weet de impulsie het juiste moment voor de spiercontractie te treffen, vóór die passieve beweging haren invloed nog doet gevoelen. In het algemeen wapenen wij ons met onzen wil tegen hetgeen wij voorzien, en de oogen zijn daarbij de zekerste wachters. Met gesloten oogen wordt de beste ruiter bij onverwachte sprongen van het paard uit den zadel geworpen. Alléén dus, waar de bewegingen van het hoofd niet voorzien zijn, zou wellicht aan het evenwichtsorgaan een plaats kunnen worden

ingeruimd. Maar ook dan is het de vraag, of de verschuiving der beelden op het netvlies niet reeds spoediger en zekerder de corresponderende bewegingen zou uitlokken.

Reeds boven (bl. 49) werd bewezen (N^o. 39, mondstuk met verticale staafjes), dat de parallelle rolbeweging op beide oogen gelijktijdig en in gelijken graad geschiedt. Ook merkte ik op, dat de controleur der wetten van Listing en D. leeren kan, in hoeverre de wet van Listing bij de aan zijdelingsche overhelling verbondene rolbeweging nog geldig blijft. Die vraag verdient wel een nader onderzoek.

IV. ZELFSTANDIGE SYMMETRISCHE ROLBEWEGING.

Wij hebben hier te handelen over een rolbeweging, waarbij de beide oogen gelijktijdig naar de mediaan- of naar de temporaal-zijde, dus symmetrisch, om hunne bliklijn draaien, onafhankelijk niet slechts van andere bewegingen der bliklijn, wat ook van de parallelle rolbewegingen geldt, maar tevens onafhankelijk van de bewegingen van hoofd en tronk. Uitgebreid is deze symmetrische rolbeweging niet, maar belangrijk is ze in hooge mate, omdat haar verband tot de optische functie zoo kennelijk in het oog springt.

Mijne proeven met het isoscoop voerden mij tot de studie der symmetrische rolbeweging. Ik wenschte met dat werktuig den stand de meridianen bij iedere richting der bliklijnen te onderzoeken. Maar nu bleek reeds bij de eerste proeven, dat zich daarbij nog andere factoren doen gelden, en dat bepaaldelijk de in het gezichtsveld aanwezige voorwerpen op den stand der meridianen invloed oefenen. Die invloed moest nu in de eerste plaats worden onderzocht.

Rolbeweging onder den drang der netvliesbeelden is niet geheel onbekend. Vóór meer dan 25 jaren toonde ik aan, dat, wanneer men door een zwak voor het eene oog te houden prisma het netvliesbeeld dier zijde verplaatst, hetzij naar binnen of buiten, hetzij ook naar boven of beneden, de drang tot enkel zien bewegingen uitlokt, die de beelden op corresponderende punten terugbrengen. Later nu deed Helmholtz, door een eigenaardige combinatie van twee prisma's, het beeld voor het eene oog ter zijde neigen en overtuigde zich van het streven, om ook deze afwijking, en wel door rolbeweging, te corrigeeren. Reeds vroeger had Nagel onder den invloed van in hun vlak gedraaide stereoscopische figuren rolbeweging zien ontstaan, en Hering, die aanvankelijk Helmholtz had bestreden, moest, na herhaling der proeven van Nagel, het pleit gewonnen geven. 't Is een langzaam zich ontwikkelende beweging, niet ongelijk aan die, welke op verplaatsing van het eene netvliesbeeld naar boven en beneden volgt. Maar in dat verschijnsel schijnt men niets meer gezien te hebben dan het effect van een abnormalen drang: was het oog in staat, daaraan te gehoorzamen, dit kon, zoo meende Nagel, daarom niet bevreemden, wijl rolbeweging, als geassocieerd aan zekere bewegingen der bliklijn, in het algemeen niet vreemd is aan het oog. Ik twijfel, of rolbeweging onder abnormalen drang zou mogelijk geworden zijn, indien haar niet bij 't gewone zien eene zelfstandige beteekenis ware toegekomen. Alvorens deze laatste op te sporen, meen ik de voornaamste resultaten van kunstmatige rolbeweging, als ik ze zoo noemen mag, met het isocooop verkregen, te moeten vermelden 1).

1) Onderz. physiol. labor. Derde reeks. II. 2. bl. 45 en Archiv. ophth. B. XXI. 3. S. 100.

De rolbeweging wordt met het isoscoop gemeten als de verandering van den hoek, die de schijnbaar gelijk gerichte meridianen, bepaaldelijk de schijnbaar verticale en horizontale, met elkander vormen. Vooral aan de schijnbaar verticale heb ik die verandering onderzocht. De hoek, dien ze vormen, is, zooals wij zagen, altijd positief en voor mijne oogen bijzonder groot, bedragende niet minder dan $3^{\circ}.3$. Dit is de hoek V , waaronder ik twee staande draden in het isoscoop stel, om ze evenwijdig te doen schijnen. Zet ik nu deze proeven lang voort, ziende door een wijden cylinder en met een grauw scherm als achtergrond, zoodat zich buiten die draden niets in 't gezichtsveld vertoont, telkens de draden schijnbaar evenwijdig stellende, dan stijgt die hoek allengs tot $4^{\circ}.3$. Een uur later is dat effect nog niet geheel verdwenen. Onafhankelijk van alle proeven, stijgt V een weinig in den loop van den dag.

Stel ik bij de proef de draden onder een grooteren hoek dan $3^{\circ}.3$, dan neemt V spoedig toe, vooral wanneer ik ze bij afwisseling (onder geringe divergentie) laat samenvallen; stel ik ze onder een veel kleineren, dan neemt V spoedig af: ik kreeg zoodoende in een paar minuten eene speling tusschen $2^{\circ}.88$ en $4^{\circ}.85$.

Ik plaatste achter het raam van het isoscoop twee reeksen breede zwarte lijnen, eene reeks voor het rechter, eene voor het linker oog, en in het raam, tot aanwijzing der schijnbaar verticale meridianen, twee roode koorden, als gewoonlijk op een onderlingen afstand van 70 millimeter. De twee reeksen konden evenwijdig gesteld worden, maar, naar verkiezing, ook onder een positieven of negatieven hoek: altijd vertoonde zich de neiging, ze door rolbeweging onder den gewonen hoek te doen samensmelten. Zoo verkreeg ik binnen weinige minuten eene speling van $V = 4^{\circ}.65$.

tot $V = -0^{\circ}.11$. Door aftrekking der waarden van V van den hoek, waaronder de twee reeksen stonden, werd de hoek gevonden, waaronder ze samengesmolten waren. Deze hoek is bij stereoscopische combinatie dikwijls te hoog geschat, omdat men de compenseerende rolbeweging niet kende.

Ook wanneer men een staafje, dat zich achter het raam van het isoscoop in het mediaan-vlak bevindt, afwisselend voor en achterover hellend, bij convergentie fixeert, doet de invloed der halfbeelden zich op den stand der verticale meridianen gelden. Ik verkreeg daarmede een speling tusschen $V = 2^{\circ}.6$ en $4^{\circ}.98$.

Is bij al deze proeven ook maar een enkele horizontale draad in het isoscoop gespannen, zoo houdt deze de meridianen in bedwang. Noch het lang voortzetten der proeven, noch de richtingen der halfbeelden van lijnen of staafjes vermogen dan den hoek V belangrijk te wijzigen.

De halfbeelden van horizontale lijnen beheerschen dus zeer kennelijk die van verticale. Hierdoor zijn zij de basis van het stereoscopische zien. Onder haren invloed stellen de oogen zich zoo, dat de gezegde halfbeelden nagenoeg in de schijnbaar horizontale meridianen samenvallen, en bij dien vasten stand krijgt de hoek der schijnbare verticale eerst zijne stereoscopische beteekenis. De aanwijzing is valsch, wanneer men kunstmatig rolbeweging vordert, om de horizontale halfbeelden te doen samenvallen: richt men de bliklijnen, met overkruising, op twee stelsels van lijnen, die in tegengestelden zin een weinig van de horizontale richting afwijken, dan brengt de neiging, om ze te doen samenvallen, die draaiing om de bliklijn voort, en een verticale draad, door het convergentiepunt gaande, schijnt nu in het mediane vlak, naar gelang der draaiingsrichting, voorover of achterover

te hellen. Voor die merkwaardige proef kan men het isoscoop bezigen 1).

Onder verschillende omstandigheden komt nu bij 't gewone zien de symmetrische rolbeweging voor, die wij hier, onder den invloed van kunstmatige halfbeelden, leerden kennen. In de eerste plaats bij het convergeerend fixeeren van horizontale lijnen buiten den primairen stand C. Reeds boven (bl. 42) maakte ik daarvan melding. Ik deed opmerken, dat de hoek der halfbeelden daarbij noopte den gezegden primairen stand op te zoeken. Maar niet altijd kan daaraan gevolg gegeven worden. Het voorwerp is, onder de gegevene omstandigheden, niet wel verplaatsbaar en de bewegingen van het hoofd vinden bezwaar: nu draaien de oogen om de bliklijn en de horizontale halfbeelden naderen tot gelijke richting. Het isoscoop toont dit al weder aan in de verandering van den hoek V. — Ook bij het zien en behandelen van verticale en van meer of minder hellende lijnen in of nabij het mediane vlak kan men eene accommodatieve rolbewegingen constateeren, vooral, wanneer de oogen niet te sterk onder de controle staan van nagenoeg horizontale lijnen. Eenige weinige proeven zijn voorts toereikend, om hare accommodeerende werking bij asymmetrische convergentie te leeren kennen. Rust nu de blik een korten tijd op eenig punt, dan doen, behoudens een zekere suprematie der horizontale lijnen, alle in het gezichtsveld aanwezige gemarkeerde punten en lijnen hunnen invloed op den stand der oogen gelden, inzonderheid die, waarop de aandacht zich bijzonder vestigt, in het algemeen dus de nabijheid van het directe zien, maar

1) Op de beteekenis dezer verschijnselen voor het stereoscopische zien kom ik bij een latere gelegenheid terug.

toch ook zelfs, zooals het isocooop mij al weder leerde, lijnen nabij de grenzen van het binoculaire gezichtsveld, waarop men zelfs niet gelet had.

Iedere stand der oogen zoekt dus in kleine schommelingen om de bliklijn zijnen horoptor, in verband met de beelden van het gezichtsveld. Zoo uit zich onbewust het streven, om den stand der oogen naar de eischen van het binoculaire zien te accommodeeren. In zoodanig streven ligt de oorsprong der symmetrische rolbeweging opgesloten.

Bijlage I. In het Archiv f. Ophth. Bd. XVIII, 1. S. 53 komt een onderzoek voor van den Heer Dobrowolsky, waarvan het resultaat is, dat op 21 personen, bij convergentie in den primairen stand P, niet minder dan 14 maal *negatieve* rolbeweging zou zijn waargenomen. Dit gaf mij aanleiding, om mijne bepalingen over vele personen uit te strekken; maar het is mij, evenmin als aan andere zelfstandige waarnemers, mogen gelukken, een enkel geval van daarbij voorkomende *negatieve* rolbeweging aan te treffen. Voor een deel werden de proeven genomen na nauwkeurige bepaling van den primairen stand P, onder anderen door Engelmann, Bouvin, Mulder, van Rees, Winkler, Grossmann, van der Ven, Goenee. Bij anderen bepaalde ik mij tot het eenvoudig rechtstandig plaatsen van het hoofd, zeker nagenoeg in den primairen stand P: bij dezen werd de methode gebezigd, die ook Dobrowolsky op aanwijzing van Helmholtz had aangewend, bestaande in het vereenigen van twee stralen der Volkmann'sche schijven, in een spiegel-stereoscoop met draaiende spiegels gezien. Men laat eerst de stralen, door stereoscopische combinatie der kleine ringen, die zij dragen, onder het draaien der spiegels volgen, zoo mogelijk totdat de bliklijnen evenwijdig zijn, en terwijl de eene straal horizontaal is gesteld nu aan den anderen met de hand schijnbaar dezelfde richting geven. Is dit geschied, dan draait men de spiegels in tegengestelde richting, zoodat er meer en meer convergentie wordt gevorderd. De waarnemer bemerkt, dat de stralen zich nu niet meer evenwijdig vertoonen, maar een gebroken lijn vormen, en wordt nu verzocht den eenen straal zoo te draaien, dat ze weder evenwijdig worden. Constant nu werd deze draaiing uitgevoerd in zoodanigen zin, als na positieve rolbeweging moest gevorderd worden.

Een overzicht dier proeven geeft de volgende tabel:

Naam.	Ouderdom.	Refractie.	Positieve rolbeweging.
Kränchel	29	E	2°.7
Van Moll	25	E	3°.4
Engelmann	29	M $\frac{1}{20}$	3°.3
Küster	28	E	3°.3
Lentink	29	M $\frac{1}{40}$	2°.2
Luchtmans	22	E	1°.2
V. D. Post	21	E	4°.
Mulder		E	4°.05
Frank	32	M $\frac{1}{10}$	4°.
Callan		M	5°.2
Backer	24	E	5°.
Van Lunteren	25	E	4°.25
V. D. Loo	21	E	4°.
V. D. Heuvel	26	Ah	2°.
Paling	19	E	5°.25
V. D. Ven.	22	E	5°.5
V. D. Meulen	25	E	4°.3

Na deze uitkomsten komen die van Dobrowolsky mij problematiek voor. Wellicht is niet voldoende acht gegeven op den primairen stand: bij betrekkelijk kleine afwijkingen daarvan zouden Engelmann, Van Moll, Küster en Grossmann negatieve rolbeweging hebben kunnen vertoonen.

Hetzelfde geldt van Dastich, ik meen ook van Nagel en Claparède.

Bijlage II. a. Reeds in 1873 heb ik eenige onderzoekingen gedaan over den primairen stand C (verg. Onderzoek. Lab. III. p. 380), mij daarbij van het isoscoop bedienende, en toen reeds opgemerkt, dat bij sterke convergenties de hoek *s* afneemt en nu aanvankelijk voor mindere convergenties kleiner blijft, bij divergentie daarentegen een weinig stijgt. Zoo teekende ik aan:

1.	converg.	op 150 m.m.	na gewoon werk,	$s = 40.1$
2.	"	"	"	na 2 min. divergentie 44°.5
3.	"	"	"	onmiddellijk daarna 41°.8
4.	"	" 100	"	33°.20
5.	"	" 150	"	onmiddellijk daarna 36°.55
6.	"	"	"	onmiddellijk daarna 36°.95
7.	"	"	"	na 3 min. divergentie 45°.33.
8.	"	"	"	onmiddellijk daarna 41°.76.

Thans de proeven met het horopteroscoop herhalende, verkrijg ik gelijke resultaten. Een paar reeksen, op verschillende dagen genomen, mogen hier plaats vinden.

mm.	I.	II.
conv. op 977.	42.	45.
648.	42.	44.
234.	40.	41.
212.	40.6.	41.2.
194.	35.7.	37.2.
178.	37.	38.
153.	36.7.	35.2.
134.	34.5.	33.7.
120.	32.7.	35.3.

Bij het maximum van convergentie had ik als minimum $s = 27^{\circ}2$, bij de gewone convergentie een speelruimte tusschen 37° en 40° . — Voor de uiteenlopende waarden van den hoek s , ook bij dezelfde convergentie, vindt men bl. 47 in den tekst eene bevredigende verklaring.

Bij de meeste waarnemers werd voor verschillende graden van convergentie s nagenoeg gelijk gevonden. Zoo bedroeg op vier verschillende dagen bij den Heer Bouvin s gemiddeld $24^{\circ}8$, $24^{\circ}3$, $24^{\circ}1$ en $23^{\circ}2$, met vrij groote afwijking in de afzonderlijke waarnemingen, maar zonder kennelijken invloed van de graden van convergentie. Hetzelfde gold voor Goenee, wiens gemiddelden op 3 verschillende dagen $25^{\circ}7$, $26^{\circ}5$ en $25^{\circ}7$ bedroegen. Mulder vond ongeveer 35° , Winkler 25° , van Rees 27° , van de Ven tusschen 20° en 30° . In zijn Binocularsehen (S. 96) zien wij, dat Hering voor zich zelf ongeveer 20° vond en dat voor Meissner eene vrij groote positieve, voor von Recklinghausen $s = 35^{\circ}$ mag aangenomen worden. Ook Volkmann en Welcker hadden positieve hoeken. Dat ook hetzelfde gold voor de verschillende waarnemers, die in den primairen stand P bij convergentie een positieve rolbeweging waarnamen (zie bijlage I), valt niet te betwijfelen.

Hiertegenover staan nu anderen, minder in getal, bij wie s zeer klein of zelfs $= 0^{\circ}$ wordt, zooals bij Helmholtz, Engelmann en Grossmann, ook bij Nagel (naar ik meen mij te herinneren); maar van negatieve waarden heb ik, buiten de 14 op 21 van den Heer D., nergens een geval vermeld gevonden.

b. Met het horopteroscoop werd nu tevens de kanteling van het vlak bepaald, waarin de schijnbaar verticale meridianen zich sneden. Die bepalingen lieten in nauwkeurigheid wel te wenschen over; maar bij allen was toch het verband met den hoek V—H en

het afnemen van α met toenemende convergentie gemakkelijk te constateeren.

Een paar reeksen mogen hier plaats vinden:

I.

Converg. op 1000 m.m.	s	α
	45° 9	37°
" " 750 "	44.8	29.3
" " 500 "	43.3	25.5
" " 234 "	37.6	7.4
" " 150 "	33.9	4.7
" " 126 "	34.	4.
" " 108 "	33.5	3.3
" " 95 "	33.5	2.75
" " 84 "	32.3	2.6

II.

Converg.	α , gevonden	Converg.	α , berekend ($m = 1^\circ 25$)
976	35° 2	999.4	34° 17
733	27° 7		
488	20°, 22°	498.9	18° 50'
231	11° 3, 9° 7	197.3	11° 34'
		146.4	7° 46'
142	6° 3, 6° 55	94.5	
122	5° 15		
100	3° 2		3° 54'

Er zijn verschillende redenen, waarom een groote nauwkeurigheid voor de waarden van α niet te bereiken is. Het werktuig laat geen scherpe bepaling toe; maar ik ben ook overtuigd, dat de scherpste bepalingen groote afwijkingen zouden vertoonen, dewijl de gezichtsfunctie zelve een vrij groote speling toelaat. — De berekening stuit op het bezwaar, om voor $V-H$, en daarmee voor $m = \frac{1}{2} (V-H)$ juiste cijfers te vinden. Het wankelbare van V en H maakt gelijktijdige bepaling van beide noodzakelijk, en hierbij leverden verschillende methoden weder onderling afwijkende resultaten op. Ook met de absolute waarden van V en H (door rolbeweging) verandert de waarde van $V-H$, een uitkomst, waarvan ik niet in staat ben rekenschap te geven.

In het vervolg van mijn onderzoek, in de onderzoekingen. D. III. 2. bl. 45 en in het Archiv f. Ophth. B. XXI. 3 voorkomende, zal de bepaling van H en van $V-H$ nader ter sprake komen.

UEBER DIE VERWENDUNG VON KOPFBEWEGUNGEN BEI DEN GEWÖHNLICHEN BLICKBEWEGUNGEN.

VON

Dr. E. RITZMANN.

Hierzu Tafel I.

In Allgemeinen wissen wir, dass wir mit den Augenbewegungen beim Wandern des Blicks meist auch Kopfbewegungen verbinden; ferner ist es ausgesprochen, dass die Axenrichtungen für die Bewegungen des Kopfes dieselben sind wie für die der Augen. Immerhin erschien es der Mühe werth, darüber einige messende Versuche anzustellen, um über die Richtung der Kopfbewegungen, über das quantitative Verhältniss dieser zu den Augenbewegungen, über Gesetzmässigkeit und individuelle Verschiedenheiten in diesen Verhältnissen eine genauere Anschauung zu bekommen. Auch die Frage, ob sich in der Art der Verwendung von Kopfbewegungen Hinweise auf die leitenden Principien beim Sehen resp. bei den Bewegungen des Blicks erkennen lassen, war von Interesse.

Auf Einladung von Herrn Prof. Donders, dem ich für seine freundliche Anleitung hiermit bestens danke, machte ich in Frühjahr 1874 einige Versuche über diesen Gegenstand, wovon ich hier — leider etwas verspätet — Mittheilung mache.

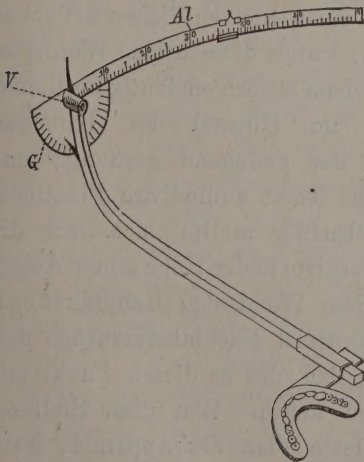
Es handelte sich vor allem darum, eine Methode zu finden, um beim Wandern des Blicks von einem Punkt im Raum zu einem andern von bekannter Entfernung und Lage die Strecke und Richtung, die durch Augenbewegung allein zurückgelegt ward, und die Strecke und Richtung der begleitenden Kopfbewegung gesondert zu messen. Dies musste mittelst zweier Visire möglich sein, deren eines, mit dem Kopfe in fester Verbindung, nur die Bewegung des letztern mitmacht, deren anderes, mit dem erstern Visir beweglich verbunden, die Excursion der Augen in Bezug auf den Kopf messen lässt. In der Ausgangsstellung visirt man über beide Visire hinweg nach dem Fixationspunkt. Blickt man nun nach einem bestimmten andern Punkt, so befinden sich die Visire nicht mehr in der Blickrichtung, sondern sind nur soweit mitgegangen, als sich der Kopf bewegte; das feste Visir behält diese Stellung, das bewegliche aber wird verschoben, bis es mit der neuen Blickrichtung zusammenfällt. Diese Verschiebung giebt die mit den Augen allein gemachte Bewegung an, und ist es ermöglicht, sie nach Grösse und Richtung zu messen, so kennt man, wenn die Lage des Punktes vorher gemessen ward, natürlich indirect auch den Weg, den man durch Kopfbewegung zurückgelegt hat.

Zur Verwirklichung dieses Principis wurde zuerst folgender Apparat construirt:

Von einem Mundstück mit Gebissabguss wurde ein Messinggestell getragen, an welchem in der Höhe beider Augen die festen Visire angebracht waren. Von dem festen Gestell ragte, ebenfalls in der Höhe der Augen, ein beweglicher Rahmen nach vorn, der wieder zwei Visire trug. Dieser Rahmen konnte einmal um eine horizontale Axe, die Verbindungslinie der Drehpunkte

beider Bulbi, gedreht, also wie die Blickebene gehoben und gesenkt werden, und ferner in seiner eigenen Ebene in der Weise verschoben werden, dass die Visire eine halbkreisförmige Bahn um eine Verticale im Mittelpunkt jener ersten Bewegungsaxe beschrieben. So war es möglich, diese Visire in jede Richtung der Gesichtslinien zu bringen, und diese Bewegung wurde durch den Apparat in Höhenablenkung und Seitenwendung zerlegt, deren Winkelgrößen an 2 Gradbogen direct abzulesen waren.

Mit diesem Instrument wurde eine Anzahl von Versuchen gemacht, allein so gut auch die Messungsmethode war, so erwies es sich doch als unzweckmässig und zwar hauptsächlich wegen seines zu grossen Gewichts, welches die Bewegungen des Kopfs modificiren konnte. Nach verschiedenen Proben kamen wir dann auf folgendes einfache, leichte und, wie wir hofften, genügend genaue Instrumentchen :



An einem mit Gebissabguss versehenen Mundstück ragt ein leichtes Holzstäbchen in der Richtung der Axe des einen — hier des rechten — Auges nach vorn und ist hier so nach oben abgebogen, dass sein Endpunkt in die Höhe des Auges, also in die verlängerte Axe selbst fällt (siehe Figur). Dieses Ende ist das feste Visir (V). Von ihm ragt senkrecht auf die Visiraxe ein Stück Kreisbogen aus

Aluminium ab (AL), auf der concaven Fläche in Grade eingetheilt, ca. 50° lang. Das Centrum, von dem aus dieser Kreis beschrieben ist, liegt über dem hintern Ende des Stäbchens, und fällt bei richtiger, für jeden Untersucher erst zu bewerkstelligender Einstellung in den Drehpunkt des betreffenden visirenden Auges. Der Bogen entspricht daher einem durch den Fixirpunkt gehenden Meridian des kuglig gedachten Blickfeldes, und zwar, da er um V drehbar ist, jedem beliebigen. Indem man nun den Aluminiumbogen auf den secundär fixirten Punkt einstellt, und die diesem entsprechende Gradzahl abliest, hat man ein Maass für die directe meridionale Entfernung dieses Punktes von dem dem festen Visir entsprechenden Punkt des Raumes. Jene Zahl giebt nämlich den Winkel an, um den sich das Auge drehen musste, um von einem zum andern zu gelangen. Der Winkel des Al.-Bogens mit der Horizontalen, d. h. die Neigung des beide Punkte verbindenden Meridians gegen den Horizont, wird durch einen kleinen Zeiger auf einem Gradbogen (G) angegeben. Durch diese beiden Werthe ist jeder Punkt in Bezug auf einen andern eindeutig bestimmt.

Die Versuche wurden im Hörsaal des Utrechter Laboratoriums gemacht, der genügend geräumig und hoch war, und zahlreiche leicht auffindbare Fixationspunkte darbot. Der Beobachter stellte sich vor die Mitte der einen Wand, markirte in der Höhe seiner Augen auf der gegenüberliegenden Wand den Hauptfixationspunkt und suchte nun mittelst Nachbildversuchen diejenige Kopfstellung auf, bei der er diesen Punkt mit Primärstellung der Augen ansah. War diese Stellung gefunden, so wurde das feste Visir des Apparats, beim zweiten also das Ende des Stäbchens, genau in die Blickrichtung des visirenden Auges gebracht und in

dieser Lage festgestellt. So war es für denselben Beobachter leicht, bei jedem Versuch wieder die Primärstellung der Augen zu finden, indem er von demselben Standpunkt aus nach dem Hauptfixationspunkt visirte. Andererseits gab das feste Visir dann nach jeder Kopfdrehung die Normalstellung der Augen in Bezug auf den Kopf, resp. den ihr entsprechenden Punkt im Raum an, von dem aus die Augenbewegung mittelst des beweglichen Visirs, resp. des Al.-Bogens zu messen war.

Zuerst wurde nun ein System von leicht auffallenden Punkten verschiedener Richtung und Entfernung von jenem Hauptpunkt P aus gemessen. Dies geschah mit demselben Instrument, mit dem nachher die Versuche selbst gemacht wurden. Behufs dieser Bestimmungen visirt der Beobachter, mit dem Kopf in der Primärstellung verharrend und nur die Augen bewegend, nach den betreffenden Punkten hin, bringt den Al.-Bogen in diese Richtung, und liest Gradzahl und Neigungswinkel ab. Für einen Punkt F rechts oben seien z. B. 30° und 60° die beiden Werthe, so heisst das: der von P, dem Pol des kuglig gedachten Blickfeldes, nach dem Punkt F gehende Meridian bildet mit der Horizontalen nach rechts oben hin einen Winkel von 60° , und F liegt unterm 30° Grad dieses Meridians vom Pol aus gerechnet.

Beim Versuch selbst begiebt sich der Beobachter zuerst wieder in die Primärstellung mit Fixation von P, und sieht dann in möglichst ungezwungener Weise nach dem Punkt F hin. Er stellt nun wieder den Al.-Bogen für das rechte Auge auf F ein; jetzt deckt sich dieser Punkt vielleicht mit dem Theilstrich 15, der Zeiger des Gradbogens weist 62° . Der Kopf steht also jetzt so, dass die Augen um einen Winkel von 15° von der Primärstellung abgelenkt sind und zwar in der Richtung

eines Meridians, der sich nach rechts oben um 62° über die Horizontale (des Gradbogens) erhebt. Es folgt daraus, dass die Bahn der Kopfbewegung, wenn sie, wie wir annehmen, eine gerade ist, etwas weniger gegen die Horizontale geneigt war als um 60° — und zwar, wie in diesem speciellen Fall leicht zu berechnen ist, um 58° — und dass ferner die Winkelgrösse der Drehung des Kopfes ebenfalls 15° beträgt. Nicht immer ist die Berechnung so einfach, und es lässt sich am besten durch die constructive Darstellung Grösse und Richtung der Kopfbewegung finden. Bei der Construction können wir die Entfernungen vom Hauptfixationspunkt nicht mit Winkeln messen, sondern wir müssen dafür ein Längemaass einführen, dessen Einheit beliebig ist, und welches nur den Winkeln proportional zu sein hat. Für Grade setzen wir also direct Längeneinheiten und zwar in den beigegebenen Zeichnungen Millimeter.

Zunächst wurden Versuche gemacht mit jedesmaligem Ausgang vom Primärstand und Blicken nach Punkten in verschiedener Richtung und Entfernung. Einige weitere Versuche waren der Beobachtung der Kopfbewegungen bei complicirteren Blickmanoevern, namentlich bei Uebergang von Secundärstellungen zu Secundärstellungen gewidmet.

Da wir willkührlich unsere Kopfbewegungen so sehr modificiren können, und da es sich darum handelt, zu beobachten, wie wir uns beim gewöhnlichen, ungezwungenen Sehen in Bezug auf die Bewegung des Kopfes verhalten, so besteht die einzige Schwierigkeit der Versuche in der Vermeidung von Absichtlichkeit und Gezwungenheit bei den Blickbewegungen. Nur bei vom Einfluss des Willens, vom Zwang der Absicht unabhängigen Bewegungen können wir Gesetzmässigkeit

erwarten. Da es aber eben schwer und nur durch einige Uebung zu erlangen ist, in seinen Bewegungen natürlich, nonchalant zu sein, und sie doch zu beobachten, so können nur Durchschnittswerthe aus mehrern Messungen maassgebend sein, und auch bei diesen müssen wir uns noch auf Schwankungen und Ungleichheiten gefasst machen.

Die Versuche wurden grösstentheils von mir selbst angestellt; über einige Punkte machten auch Herr Prof. Donders und einige Herrn Collegen Versuchsreihen. Ich habe $M_{1/1}$, machte die Versuche aber ohne Brille. Sämmtliche massgebende Messungen sind mit dem zweiten, leichten Instrumentchen gemacht.

Die Versuche mit jedesmaligem Ausgang vom Primärstand, deren Resultate wir zunächst besprechen werden, hatten einmal über das quantitative Verhältniss von Kopf- und Augenbewegungen, zweitens über die Richtung der erstern Auskunft zu geben:

Quantitatives Verhältniss von Kopf- und Augenbewegung.

Ich machte zuerst Versuche mit Blicken nach Punkten, die auf dem verticalen und auf dem horizontalen Meridian des Blickfelds in verschiedener Entfernung vom Ausgangspunkt lagen. Es waren nach jeder der 4 Richtungen 7—9 Punkte, für jeden wurden 15 Messungen gemacht.

Es ist das gefundene Verhältniss durch Fig. 1. Taf. V veranschaulicht: Die Diagonale entspricht der gleichmässigen Zunahme der Entfernung der Blickpunkte; die 4 nach oben leicht concaven Curven stellen die dabei gefundene Zunahme der Kopfbewegungen für Hebung, Senkung, Rechts- und Linkswendung des Blicks dar. Die Kopfdrehungen wachsen danach anfangs etwas langsamer, später etwas schneller als die Blickexcursionen

im Ganzen. Den grössten Antheil hat der Kopf an der Blickbewegung bei Hebung, weniger bei Seitenwendung, den geringsten bei Senkung des Blicks; nur das letztere scheint aber, wie wir sehen werden, allgemeine Regel zu sein.

Diese Curven sind übrigens nur mit Benutzung der Werthe für je 4 Punkte nach jeder Richtung gezeichnet, die ausführlicheren Curven sind wenigstens für Links- und Senkung etwas unregelmässiger, das Characteristische geben diese jedoch wieder. Die einzelnen Messungen für einen Punkt schwanken um 2 bis 8°. Dieselben Versuche mit dem ersten Apparat ausgeführt, ergaben wesentlich dasselbe, nur war die Zunahme der Kopfbewegungen nahezu regelmässig proportional und ein beträchtlicherer Theil der Bewegung wurde mit dem Kopf ausgeführt. Die Schwere des Apparats war hier offenbar von Einfluss.

Als wesentliches Resultat ergibt sich demnach, dass wir schon bei den kleinsten Entfernungen nicht nur die Augen, sondern auch den Kopf drehen, dass die Kopfdrehungen der Entfernung der Blickpunkte annähernd proportional zunehmen und endlich, dass die Betheiligung des Kopfs nicht nach allen Richtungen dieselbe ist.

Um über das quantitative Verhältniss von Kopf- und Augenbewegungen bei verschiedenen Personen Aufschluss zu bekommen, wurden für die Versuche ähnlich gelegene Punkte und zwar nur nach jeder Richtung einer gewählt. Dieselben lagen so, dass sie für das rechte Auge indirect sichtbar und durch Augenbewegung allein eben noch erreichbar waren, also nahe der Gesichtsfeld- und Blickfeldgrenze des rechten Auges (wie in Fig. 3 und 4, Taf. I). Da die Punkte leider

nicht bei jedem Beobachter ganz gleich gewählt wurden, so musste behufs Vergleichung eine Reduction auf ein einheitliches System stattfinden, als welches sich am besten ein kreisförmiges empfahl. Ein etwaiger Fehler, den die Reduction in sich schliesst, ist für alle fast vollkommen derselbe, eine Vergleichung daher wohl statthaft. Die Richtung der Punkte blieb bei dieser Reduction natürlich dieselbe.

Fig. 2, Taf. I, giebt die graphische Darstellung der für Punkte derselben Entfernung vom Ausgangspunkt von 5 verschiedenen Beobachtern verwendeten Kopf- und Augenbewegungen. Die Punkte liegen auf der Kreisperipherie, auf ihren Radien ist vom Centrum aus die Augenbewegung abgetragen, peripher die Kopfbewegung.

Anmerkung. Die Zahl der Messungen, aus denen die Durchschnittswerthe genommen wurden, war nicht immer dieselbe. Es waren in der Richtung nach unten, von innen nach aussen gehend, bei der

1. Curve		je 3 Messungen	(Dr. K.)
2. „	————	„ 10 „	(Dr. R.)
3. „	————	„ 15 „	(id.)
4. „	-----	„ 10 „	(Dr. V. M.)
5. „	————	„ 10 „	(Dr. M.)
6. „	-----	„ 3—6 „	(Pr. D.)

Sehen wir zunächst von der sehr verschiedenen Form und der Unregelmässigkeit der Curven, welche den centralen Bezirk der Augenbewegung von dem peripheren der Kopfbewegung trennen, ab, vergleichen wir die Grösse dieser beiden Bezirke bei den verschiedenen Beobachtern und das Verhalten nach den vier Hauptrichtungen hin, so ergibt sich:

Die Grösse der beiden Bezirke ist verschieden, d. h. das quantitative Verhältniss von Augen- und Kopfbewegung ist für Punkte derselben Ent-

fernung bei verschiedenen Individuen ein wechselndes. Bei Hebung des Blicks macht z. B. 1 und 2 etwa $\frac{1}{3}$ der Bewegung mit den Augen, 3, 4, 5 ca. $\frac{1}{2}$ und 6 sogar $\frac{4}{5}$. Die Reihenfolge der Curven ist nach den 4 Hauptrichtungen hin jedoch nicht dieselbe: 4 z. B. macht nach oben mehr Augenbewegung als 2, während dieser nach rechts hin mehr macht. Uebereinstimmend für alle zeigt sich nur, dass beim Blick nach unten die stärkste Augenbewegung, die geringste Bewegung mit dem Kopf gemacht wird.

Für die Momente, die von Einfluss sind auf das verschiedene individuelle Verhalten, haben wir keine genügenden Anhaltspunkte gefunden. Was die Refraction betrifft, so ist nur 2 und 3 (derselbe Beobachter) Myope, alle übrigen sind Emmetropen.

Die Körpergrösse war in entsprechender Reihenfolge (von 1 nach 6 zunehmend) etwas verschieden. Für die extremen Gegensätze könnte man noch am ehesten versucht sein, Temperament und Angewöhnung in Bezug auf Raschheit oder Ruhe der Bewegungen herbeizuziehen.

Die Form der Curven ist zum Theil ähnlich und einigermassen regelmässig (1, 5, 6) zum Theil unregelmässig, buchtig. Dass gerade in schiefen Richtungen, wie besonders bei 4, die Augenbewegungen sehr überwiegen, und in geraden der Kopf mehr von der Bewegung ausführt, ist sehr auffallend. Die Gründe dieses verschiedenen Verhaltens kennen wir nicht.

So sehr wir übrigens berechtigt sind, aus diesen Resultaten auf individuelle Eigenthümlichkeiten und Verschiedenheiten zu schliessen, so wenig dürfen wir diese Curven als den bestimmten Ausdruck eines festen individuellen Verhaltens ansehen. Dies beweisen Curve 2

und 3, die beide von mir sind, und nur das Resultat von zwei zu verschiedenen Zeiten ausgeführten Versuchsreihen darstellen. Sie zeigen nach oben und links starke Differenzen, die Form ist im ganzen ähnlich. Dem gegenüber sind bei einer und derselben Versuchsreihe die Schwankungen zwischen den einzelnen Messungen nicht gross, selten 5° übersteigend, was theilweise darin seinen Grund haben mag, dass die einzelnen Messungen oft unmittelbar nach einander gemacht wurden.

Der Grund jenes verschiedenen Verhaltens bei meinen beiden Versuchsreihen ist mir nicht bewusst, doch mögen manche Umstände unbewusst auf unsere Bewegungen influenziren. Es sei hier nur beispielsweise an ein Moment erinnert, welches dieselben ganz wesentlich modificirt: Wenn wir, plötzlich erschreckt oder überhaupt durch ein Geräusch oder dergleichen aufmerksam gemacht, nach einem Punkte sehen, so führen wir fast die ganze Bewegung mit dem Kopfe aus. Ueberhaupt je rascher, je lebhafter wir eine Blickbewegung ausführen, desto mehr geht der Kopf mit.

Richtung der Kopfbewegung.

Bei den Blickexcursionen in verticaler und horizontaler Bahn geschah die Kopfbewegung immer um dieselbe horizontale oder verticale Axe wie die Augenbewegung. Beim Sehen nach Punkten in diagonalen Richtung wich dagegen die Bahn der Kopfbewegung von der directen Richtung nach dem Punkte manchmal ab. Grad und Richtung der Abweichung sind individuell verschieden.

Fig. 3 und 4, Taf. I stellen dies für zwei ver-

schiedene Beobachter (Curve 2 und 5 in Fig. 2) dar. Die peripherischen Blickpunkte sind hier in ihrer wahren relativen Lage zum Ausgangspunkt gezeichnet und mit demselben durch Gerade verbunden. Vom Centrum aus ist die Kopfbewegung der Richtung und Grösse nach aufgetragen; der Endpunkt der Kopfbahn ist mit dem angesehenen Punkt durch eine punctirte Linie verbunden, welche Grösse und Richtung der Augenbewegung, nicht aber ihre Bahn bezeichnet.

Wir wollen hervorheben, dass eine gewisse scheinbare Abweichung von der diagonalen Bahn auf eine Unvollkommenheit des Apparats zu beziehen ist, welcher die mit Kopfbewegung um schiefe Axen verbundene Neigung des Kopfes nicht in Rechnung zu bringen gestattet. Wir messen nach Ausführung der Blickbewegung nämlich den Winkel, den der Meridian des betreffenden Punktes mit der Horizontalen des Gradbogens bildet (siehe pag. 135). Diese ist aber selbst etwas in gleichem Sinne gegen die Horizontale des Raums geneigt, und indem wir diesen Neigungswinkel des Kopfs vernachlässigen, und jenen Winkel in der Construction von einer wirklich Horizontalen aus abtragen, erscheint die Bahn der Kopfbewegung in jedem Quadranten etwas steiler als sie factisch ist. Eine geringe Abweichung der Kopfbahn vom Meridian des fixirten Punktes in diesem Sinne würde sich also dadurch erklären, nicht durch thatsächliche Incongruenz der Drehungsaxen des Kopfs und der Augen.

Abgesehen davon, dass die Neigung des Kopfs, wie ich mich überzeugt habe, sehr gering ist, kann sie die beobachteten Abweichungen nicht erklären, da diese eben so oft in entgegengesetztem Sinne erfolgten. Nicht nur bei verschiedenen Individuen ist Grad und Richtung der

Abweichung verschieden, sondern schon in den verschiedenen Quadranten bei demselben Beobachter. Wenn endlich so geringe Abweichungen wie in Fig. 3 unwesentlich und nicht beweisend sind, so sprechen doch die in Fig. 4 dargestellten Resultate der Messung dafür, dass factisch die Bahn der Kopfbewegung manchmal von der Richtung des fixirten Punktes abweicht. Noch sei hervorgehoben, dass dies für Punkte gilt, die vorher indirect gesehen, über deren Lage der Beobachter also orientirt war.

Bei den einzelnen Versuchen kamen übrigens Schwankungen in der Richtung der Kopfbewegung vor, die individuell auch wieder verschieden stark waren. In Fig. 4 sind die beiden extremsten Messungen neben dem Durchschnittswerth construirt, hier sind die Schwankungen sehr stark, bei mir (Fig. 3) waren sie geringer. Trotz dieser Differenzen bei einzelnen Versuchen scheint die durchschnittliche Bewegungsrichtung individuell annähernd constant zu sein, wenigstens ergaben die von mir zu verschiedener Zeit gemachten zwei Versuchsreihen fast absolut gleiche Durchschnittswerthe in Bezug auf die Richtung, während sich, wie wir gesehen, in Bezug auf das quantitative Verhältniss ziemlich differente Werthe herausstellen.

Wie wir zum Voraus erwarteten, haben diese Versuche nichts weniger als eine strenge Gesetzmässigkeit für die Kopfbewegungen ergeben, wohl aber fanden wir schwankende Werthe für denselben Beobachter und verschiedenes Verhalten bei verschiedenen Individuen. Dass in Bewegungen, welche wie die des Kopfes so vollkommen frei und ohne Beschränkung stattfinden können, individuelle Eigenthümlichkeiten zum Ausdruck kommen, ist natürlich; ebensowenig kann es bei der Schwierigkeit,

die Willkür und andere unbewusste Einflüsse auf die Bewegungen ganz auszuschliessen, befremden, wenn die Resultate bei demselben Beobachter Schwankungen zeigen.

Als allgemeine Regel lässt sich folgendes hinstellen: Wir machen bei den Blickbewegungen für gewöhnlich immer auch Bewegungen mit dem Kopfe, welche jenen annähernd proportional zunehmen. Am wenigsten Kopfbewegung gebrauchen wir bei Senkung des Blicks. Für Blickbewegungen in horizontaler und verticaler Bahn findet die Kopfbewegung um dieselbe, verticale oder horizontale, Axe statt wie die Augenbewegung.

Individuell verschieden ist das Quantum der gewöhnlich verwendeten Kopfbewegung und ferner die Richtung der letztern für Blick-excursionen in schiefer Richtung. Es kommen hierbei Abweichungen der Kopfbewegung von dem dem Listing'schen Gesetz analogen Verhalten vor.

Einige weitere Beobachtungen wurden nun gemacht über das Verhalten der Kopfbewegungen bei längerem Verweilen des Blicks in gewissen Stellungen und bei weiteren Bewegungen desselben von diesen secundären Stellungen aus. Nur kurz seien die Resultate dieser, theils von Herrn Prof. Donders, theils von mir gemachten Versuche hier resümiert.

Wenn wir vom Primärstand aus z. B. nach oben nach einem Punkte hinsehen, so hebt sich, wie wir gesehen haben, der Kopf, aber auch die Augen werden stark gehoben. Betrachten wir nun diesen Punkt genauer und verfolgen wir eine durch ihn gehende Horizontale, so hebt sich der Kopf mehr; so dass die Augen weniger

über ihre Primärstellung zum Kopf erhoben sind. Nach längerem ungezwungenem Verweilen endlich constatiren wir, dass auch der Körper eine leichte Drehung 1) gemacht hat, und dass wir nur noch mit um wenige Grade von der Normalstellung abgelenkten Augen blicken. Diese Annäherung an die Primärstellung findet in ähnlichem Grade auch bei nach rechts oder links gewendetem Blick statt, wesentlich geringer aber ist sie beim Blick nach unten. Während z. B. für Punkte, die nach oben, nach rechts und nach links 29° , 45° und 34° entfernt waren, das Auge nach längerem Betrachten nur noch um 2° , 4° und 6° gedreht war, blieb es für einen 50° nach unten liegenden Punkt um 14° gesenkt. Eine gesenkte Augenstellung behalten wir also auch bei längerer bequemer Betrachtung bei.

Auch wenn wir in schiefer Richtung länger nach einem Punkte sehen, lassen wir die Ablenkung der Augen auf Kosten von Kopf- und Körperdrehung geringer werden. Wenn wir den Blick dann längs einer Verticalen in diesem Punkt wandern lassen, so verändert sich auch die Stellung der Augen in der Weise, dass sie nicht mehr in schiefer Richtung abgelenkt, sondern einfach etwas erhoben oder gesenkt sind. Wir nehmen also eine für die Beurtheilung der Verticalen günstigere Stellung an.

Da die Bewegung der Augen gleichzeitig mit der des Kopfs geschieht, so nehmen die Augen auf jedem Punkte

1) Wir haben bei den vorigen Versuchen absichtlich die Körperbewegungen ausgeschlossen, es sei aber ausdrücklich erwähnt, dass bei starken Blickexcursionen nicht nur Drehungen des Kopfs, sondern auch solche des Körpers, wenn seine Haltung es gestattet, zur Verwendung kommen.

der Bahn der Kopfbewegung einen anderen Standpunkt zu dem anzusehenden Punkte ein, und es entsteht die Frage, ob damit nicht auch eine fortwährende Richtungsänderung der Bahn der Augenbewegung und somit auch ihrer Axe nothwendig verbunden sei. Nur für Abweichungen in gewisser Richtung ist dies sicher nicht der Fall, indem durch die gleichzeitige Neigung des Kopfs die Lage des Punktes in Bezug auf die Augen trotz ihrem wechselnden Standpunkt dieselbe bleiben kann. Für Abweichungen der Kopfbahn in anderem Sinn tritt diese Compensation nicht ein, und es erscheint mir die Annahme einer festen, gleichbleibenden Axe für die ganze Augendrehung kaum mit ihnen vereinbar.

Andererseits ist die gegentheilige Annahme insofern nicht plausibel, als sie eine Ungültigkeit des Listing'schen Gesetzes, eine unnöthige Complication der Bewegung in sich schlosse, und wir wollen uns daher begnügen, die Frage aufgeworfen zu haben, um so mehr als wir die Bahn der Kopfbewegung in Bezug auf ihre Form nicht genau kennen.

Die Frage, ob der Kopf bei Betrachtung desselben Punktes dieselbe Stellung habe, unabhängig von dem Weg, auf dem er zu dessen Betrachtung gelangte, ob für die Kopfbewegungen also ein Analogon des Donders'schen Gesetzes bestehe, muss, im strengen Sinne genommen, nach dem Bisherigen von vornherein negativ beantwortet werden. In der That bleibt auch der Kopf, wenn wir, von verschiedenen Punkten ausgehend, ein und denselben Punkt ansehen, meist ungefähr auf der Verbindungslinie zwischen letzterem und dem jeweiligen Ausgangspunkte stehen, nähert sich übrigens dem betrachteten Punkte sehr, so dass die Augen nur wenig von der Primärstellung abgelenkt sind. Eine Kopfstellung

aber, nämlich die der gewöhnlichen gerade entgegengesetzte, vermeiden wir, wenigstens bei ungezwungenem Sehen und gewöhnlicher Stellung des Körpers. Wir sehen z. B. einen Punkt, der über der horizontalen Blickebene liegt und den wir also für gewöhnlich mit erhobenen Augen ansehen, wohl mit schief nach oben gedrehten oder seitlich gewendeten, aber nie mit gesenkten Augen an. Eine Andeutung des Donders'schen Gesetzes finden wir also bei den Kopfbewegungen doch.

Wenn, nachdem wir einen solchen nach oben gelegenen Punkt angesehen, wir den Blick darüber hinaus in der gleichen Richtung weiter wandern lassen und dann wieder zur Betrachtung jenes Punktes zurückkehren, so lassen wir entweder die Augen ganz in die Primärstellung zurückgehen und nehmen von der erhobenen Kopfstellung noch so viel zurück, dass jene gerade auf den Punkt gerichtet sind, oder aber wir gehen mit dem Kopf zu einer noch etwas weniger erhobenen Lage zurück, indem wir dafür eine ganz minime Hebung der Augen beibehalten.

Entsprechend wie für nach oben gelegene Punkte verhalten wir uns für nach rechts und links gelegene. Wir nehmen, wenn wir von derjenigen Richtung aus, die der gewöhnlichen entgegengesetzt ist, zu ihrer Betrachtung übergehen, Primärstellung der Augen an, oder betrachten sie mit einer ganz geringen Drehung in dem gewöhnlichen, der Lage des Punktes zum Beobachter entsprechenden Sinne, d. h. wie wenn wir direct von der gerade aus gerichteten Blickrichtung ab nach dem Punkt gesehen haben würden.

Für Punkte, die nach unten liegen, ist das Verhalten insofern anders, als wir immer letztere Stellung wählen,

wir heben also den stärker gesenkten Kopf immer soviel, dass die Augen eine gesenkte Stellung einnehmen; einen nach unten gelegenen Punkt sehen wir immer mit gesenkten Augen an.

Aus allen diesen Versuchen zeigt sich, wie sehr die gesenkte Augenstellung gegenüber allen andern Ablenkungen von der Primärstellung eine bevorzugte ist; es hängt das natürlich mit der überaus häufigen Verwendung einer geneigten Blickebene zusammen.

Noch grössere Dignität als beim Sehen in die Ferne hat die gesenkte Augenstellung beim Nahesehen, ja sie ist hier geradezu die Hauptstellung; sie findet bei der gewöhnlichen Beschäftigung in der Nähe immer Anwendung, und es besteht auch eine gewisse Coordination zwischen Senkung der Augen und Convergenz.

Beim Lesen, dem wir unsere Aufmerksamkeit noch etwas schenken wollen, ist die Stellung der Augen in Bezug auf den Kopf immer eine geneigte, sei die Kopfhaltung, die Lage des Körpers, welche sie wolle. Der Grad der Neigung scheint individuell ein einigermaßen bestimmter zu sein; ich wähle z. B. unwillkürlich beim Lesen in jeder Lage eine Senkung der Augen um im Mittel 15° — 20° , welche Zahlen nach oben und nach unten noch etwas überschritten werden. Beim Lesen von oben an der Seite bis unten nimmt die Senkung der Augen um mehrere Grade zu, das übrige thut der Kopf durch vermehrte Neigung, wenn die Lage des Objects im Ganzen dieselbe bleibt. An den seitlichen Bewegungen des Blicks beim Lesen betheiligen sich Augen und Kopf in sehr verschiedener Weise. Selten macht der Kopf dabei gar keine Bewegung, manchmal macht er den grössten Theil der Drehung, während die Augen nur wenig um die Primärstellung hin und her oscilliren.

Dies ist besonders der Fall, wenn wir etwas hastig durchlesen — eine Thatsache, die ja auch in der Darstellungskunst der Bühne ihre Verwerthung findet.

Die wenigen Beobachtungen über die Verwendung der Kopfbewegungen bei manchen im täglichen Leben vorkommenden Blickoperationen ergeben immerhin einige nicht uninteressante Hinweise auf die leitenden Principien beim Sehen. Hauptsächlich ist es die Bequemlichkeit der Blickbewegungen, die durch die Benutzung der Kopfbewegungen angestrebt wird. Wir vermeiden starke Ablenkungen des Auges von der Primärstellung, sobald wir länger diese Richtung des Blicks einzuhalten haben, oder sobald wir von ihr aus weitere Bewegungen auszuführen haben. Wir erleichtern uns die Aufgabe beim Uebergang von einer Secundärstellung in die andere, indem wir sie wesentlich mit dem Kopf und mit nicht oder wenig abgelenkten Augen ausführen, und dadurch Augendrehungen um discontinuirliche Achsen u. dgl. aus dem Wege gehen. Dann sind es namentlich gewisse Vorthelle der Orientirung, die wir durch die Kopfbewegungen erreichen, denn wir vermeiden so die Benutzung der peripheren Zone des Blickfeldes, innerhalb welcher die Augenbewegungen von Störungen der Orientirung begleitet sind. Namentlich erreichen wir ferner dadurch, dass wir bei Verfolgung von Senkrechten und Wagerechten die Augen möglichst wenig von der Normalstellung abgelenkt halten, ein besseres Urtheil über Verticale und Horizontale, indem wir suchen, ihre Bilder mit dem senkrechten Netzhautmeridian resp. dem Netzhauthorizont zusammenfallen zu lassen.

DIE DIRECTIONSKREISE DES BLICKFELDES

VON

Dr. F. KÜSTER.

Hierzu Tafel II.

Augenmaass nennen wir unsere Befähigung, mittelst des Gesichtssinnes zu bestimmten Vorstellungen über die räumliche Anordnung der gesehenen Dinge zu gelangen. Dasselbe umfasst, genauer ausgedrückt, sowohl die Beurtheilung von Entfernungen oder Ausdehnungen als von Richtungen und Winkelgrössen. Der Ausbildung dieser Fähigkeit nachzugehen, ist — seitdem einmal die Anschauung, dass dieselbe eine mit Hilfe des Sinnengedächtnisses erworbene sei, als unabweisbar erkannt ist — eine der wichtigsten Aufgaben in der Lehre vom Sehen geworden, und verschiedene Forscher haben sich derselben mit guten Erfolgen unterzogen. Die ausführlichste Besprechung der Frage nach dem Ursprunge unseres Augenmaasses giebt Helmholtz im § 28 seiner physiologischen Optik. Zum leichteren Verständniss meiner eigentlichen Aufgabe ist die Bekanntschaft mit den Helmholtz'schen Auseinandersetzungen so wesent-

lich, dass ich nicht unterlassen kann, den Gedankengang, der in dem citirten Abschnitt eingehalten ist, so kurz als möglich wiederzugeben.

Beim Gebrauche nur Eines Auges und bei Ausschluss aller Erfahrungsmomente, welche uns über die bezüglichen Entfernungen belehren könnten, stellen sich uns die Gesichtsobjecte in einer Fläche vertheilt dar. Diese imaginäre Fläche, auf der wir die gesehenen Dinge entwerfen, ist — ganz allgemein ausgedrückt — das Gesichtsfeld. Da dieser weite Begriff sich aber für den speciellen Zweck der Untersuchung als unzureichend erweist, so unterscheidet Helmholtz genauer zwischen Sehfeld, als der nach aussen projecirten Netzhaut, dem Inbegriff aller der Punkte, welche bei ruhendem Auge gleichzeitig gesehen werden, und Blickfeld, als demjenigen Theile der Gesichtsfeldfläche, deren einzelne Punkte wir, bei unverrücktem Kopfe, durch Bewegung des Blickes direct zu fixiren vermögen. 1)

Durch Bewegungen des Auges, wobei ein Objectpunkt nach dem andern auf der Stelle des deutlichsten Sehens abgebildet wird, lernen wir 2) nun zuvörderst die Anordnung der Theile eines ruhenden Objectes in der imaginären Fläche des Objectes dauernd fixiren, gewinnen wir, aus dem blossen ruhenden Eindruck der

1) In dem nämlichen Sinne sind diese beiden Begriffe im ganzen Verlaufe der nachfolgenden Untersuchung angewendet.

2) Es ist hier nicht der Ort, in die Frage einzugehen, ob und in wie weit etwa die Fähigkeit, mittels des Gesichtssinnes zu bestimmten Raumvorstellungen zu gelangen, im Beginne der Einzelexistenz erworben werde — wie viel davon im Laufe der Stammes-Entwicklung unveräusserliches Erbe geworden und als solche von dem Individuum angetreten worden sei. Es genügt hier, im Allgemeinen den Gang zu skizziren, den die Ausbildung jener Fähigkeit wohl im einen wie anderen Falle genommen hat.

einzelnen Objecttheile auf die Netzhaut, ein gewisses Urtheil über die Ordnung der gesehenen Punkte in Sehfelde. Dieses Urtheil könnten wir in jedem einzelnen Falle durch Bewegungen des Auges controliren, wir haben dies aber gar nicht nöthig, denn aus tausendfach gemachter Erfahrung wissen wir genau, welche Besonderheiten („Localzeichen“) der Gesichtsempfindungen benachbarten Netzhautelementen entsprechen. Dieselbe Erfahrung lehrt uns aber nicht allein die in continuirlicher Reihe liegenden Punkte eines Objects aus den abgestuften Besonderheiten der Empfindung als jeweilig aneinander stossende erkennen. Vielmehr werden wir durch sie, da jeder Punkt des Sehfeldes (der nach aussen projectirten Netzhaut) durch diejenigen Besonderheiten der Empfindung, welche der betreffenden Netzhautstelle angehören, bezeichnet ist, angewiesen direct jene Localzeichen der Empfindung auf den Ort im Sehfelde zu beziehen, in welchen der gesehene Punkt gehört.

Liegen nun mehrere Objectpunkte oder verschiedene Gegenstände im Gesichtsfelde — wie kommen wir dann zu einem Urtheile über die Verhältnisse der Entfernungen der Punkte, resp. der Grösse der Gegenstände? Der einfachste Fall ist offenbar der, dass zwei zu vergleichende Raumgrössen, welche verschiedenen Theilen des Gesichtsfeldes angehören, so gelegen sind, dass sie nach einander auf denselben Theilen der Netzhaut (u. z. am besten auf ihrer Mitte) abgebildet werden können. Wenn alle ihre entsprechenden Punkte nach einander auf dieselben Punkte der Netzhaut fallen, so empfinden wir direct, dass die beiden Raumgrössen einander gleich sind, wobei es natürlich gleichgiltig ist, welche Form und Ausdehnung die beiden im Sehfelde haben. Im andern Falle empfinden wir ebenso direct, welcher von beiden

die grössere Ausdehnung zukommt; damit aber diese Empfindung sich zu einem Urtheil über das Verhältniss der Grössen beider Vergleichsobjecte erhebe, müssen wir dieselben nothwendigerweise nach gewissen zwischen den Endpunkten der gegebenen Raumgrössen gedachten Linien ausmessen. Soll eine solche vergleichsweise Ausmessung zweier Raumgrössen annähernd genau ausfallen, so sind Augenbewegungen dazu unerlässlich. Darum erscheint es geboten, zuerst diejenigen Linien aufzusuchen, welche uns im Blickfelde als Maass für Entfernungen dienen.

Da wir jedoch anderseits im Stande sind, auch bei vollkommen ruhendem Auge uns ein gewisses (wenn schon weniger sicheres) Urtheil über indirect gesehene Ausdehnungen des Sehfeldes zu bilden, so entsteht die zweite Frage: Welches sind die scheinbar ungekrümmten Linien, d. h. die kürzesten Entfernungen zwischen je zwei Punkten des Sehfeldes?

Um ebene Flächen auszumessen, bedienen wir uns der geraden Linien, welche die Linien constanter Richtung, die kürzesten Entfernungen in der Ebene darstellen. Das Blickfeld im Ganzen betrachtet ist aber keine Ebene; um zu erkennen, dass ein selbstständiges Stück desselben eine Ebene sei, müssten wir uns erst eine Vorstellung gemacht haben, welche Lage jener Theil des Blickfeldes im Raume hat, dazu besitzen wir aber bei monocularer Betrachtung nur höchst untergeordnete Hilfsmittel. In der That stellen wir uns das Blickfeld als eine gekrümmte Fläche vor, gewöhnlich so, als wären alle Punkte dieser Fläche von unserem Auge gleichweit entfernt, m. a. W. als eine Hohlkugel, die vom Drehpunkte unseres Auges mit einem unendlichen Radius beschrieben ist. In diesem Sinne ist es einleuchtend, dass es nicht nach allen Seiten

hin gerade Linien sein können, welche unser Urtheil bei Ausmessung des Blickfeldes bestimmen. Die kürzesten Verbindungslinien zwischen zwei Punkten des Blickfeldes sind eben stets Kreisbogen, es handelt sich also darum, unter diesen Kreisbögen diejenigen herauszufinden, welche wie die geraden Linien in der Ebene, so in der Blickfeldfläche über ihre ganze Länge hin dieselbe Richtung beibehalten. Sofern das Blickfeld kugelig gedacht wird, hätte man da zuerst an die grössten Kreise zu denken, weil sie in der Kugelfläche selbst ungekrümmt sind, also die kürzesten Entfernungen zwischen je zwei Punkten der Kugel darstellen, ferner weil sich alle geraden Linien des Raumes als grösste Kreise in die Kugelfläche projectiren. Um nun zu prüfen, ob die grössten Kreise des Blickfeldes jener Forderung unveränderter Richtung entsprechen, suchte Helmholtz am gestirnten Himmel drei helle, weit von einander entfernte Sterne auf, welche in einer geraden Linie zu stehen schienen, wenn er das Gesicht so weit erhob, dass die Primärstellung der Gesichtslinien auf den mittleren Stern gerichtet war 1) In diesem Falle bleiben die Sterne in einer geraden Linie auch dann stehen, wenn man mit dem Blick die Sternereihe entlang geht. Dieselben Sterne werden jedoch „eine nach unten concave Linie zu bilden scheinen, wenn man ihre Reihe mit dem Blicke durchläuft, während das Gesicht weniger gehoben wird als vorher, die Augen im Kopfe also mehr; und sie werden als eine nach unten convexe Linie erscheinen, wenn das Gesicht mehr erhoben wird als früher, und die Augen im Kopfe also gesenkt werden müssen, um nach den drei Sternen zu sehen.“

1) Pysiol. Optik, S. 482 f. — Liegen die Objecte in unendlicher Entfernung, so macht es selbstverständlich keinen Unterschied, ob man nur ein Auge oder beide benutzt.

— Aber auch wenn man die geraden Linien eines nahen Gegenstandes mit dem Blicke durchläuft, zeigt sich dieser Unterschied der Richtung. Die Kante eines vollkommen geraden Lineals z. B. erscheint (bei darüber hin bewegtem Blick) concav nach oben, wenn man das Lineal horizontal und zu niedrig hält; hält man es zu hoch, so erscheint sie nach unten concav; erst dann, wenn man es so hält, dass die Mitte seiner Kante der Primärstellung entspricht, erscheint die Kante gerade 1). Aus diesen Versuchen folgt, dass die grössten Kreise des Blickfeldes nur dann Linien von unveränderter Richtung sind, wenn sie durch den Hauptblickpunkt gehen, d. h. wenn sie Meridiankreise des Blickfeldes darstellen. In den anderen Fällen treten Täuschungen auf. So oft nun die primär gerichtete Gesichtslinie auf den Mittelpunkt einer Geraden gerichtet ist, diese Gerade sich demnach in einem Meridiankreis des Blickfeldes projicirt, und der Blick längs derselben bewegt, verschiebt sich das Bild der Linie in einem Meridiankreis der Netzhaut, d. h. es werden alle einzelnen Theile der Linie nach einander auf derselben Linie der Netzhaut abgebildet, und daraus resultirt direct die Empfindung, dass die Linie vom einen Ende bis zum anderen unveränderte Richtung hat. Ein Auge aber, welches sich nach dem Listing'schen Gesetze bewegt, kann nicht nur aus der Primärstellung heraus, sondern aus jeder beliebigen Stellung in Bahnen bewegt werden, deren Stücke, wie die der Meridiane, fortdauernd auf der entsprechenden Linie der Netzhaut abgebildet werden. Mit Bezug auf ein solches Auge sind die Meridiane nur eine besondere Kategorie jener Kreise des Blickfeldes, welche Helmholtz die

1) l. c., S. 545.

Directions- oder Richtkreise des Blickfeldes genannt hat 1). Alles was von jenen ausgesprochen wurde, muss daher auf letztere überhaupt übertragen werden: Sie erscheinen fortdauernd in unverändertem Netzhautbilde, wenn die Blicklinie ihnen entlang bewegt wird, wobei das Auge sich um eine und dieselbe (feste) Achse dreht. Und jedes einzelne Stück einer solchen Linie ist jedem andern Stück congruent, weil eben bei derartiger Bewegung eines nach dem andern auf denselben Elementartheilen der Netzhaut abgebildet wird. Die Directionskreise sind also gerade so die Linien constanter Richtung im flächenhaften Gesichtsfelde, wie die geraden Linien es für die Ebene sind.

Uebergehend zur zweiten Frage: Welches die scheinbar ungekrümmten Linien sind, nach denen wir das Sehfeld ausmessen, müssen wir natürlich die in Bezug auf das Blickfeld gemachten Erörterungen auch für das Sehfeld festhalten, insofern dies gleichfalls als eine gekrümmte (Kugel-) Fläche vorgestellt wird. Darum begann Helmholtz seine Untersuchung auch dieser Frage mit den grössten Kreisen des Sehfeldes, in welche sich gerade Linien des Raumes projiciren. Wie im vorher besprochenen Falle, wählte er zunächst drei Sterne am Nachthimmel, die in einer geraden horizontalen Linie zu stehen schienen, wenn er über einen quer ausgespannten Faden nach dem mittelsten Stern visirte. Die Linie der Sterne erschien ihm aber deutlich concav, sobald er einen Punkt fixirte, der in einiger Entfernung von der Sternenreihe auf der einen oder anderen Seite derselben lag. Die Concavität der indirect gesehenen Linie ist dabei stets gegen den neugewählten Blickpunkt gerichtet. In gleicher

1) l. c., S. 493.

Weise hat Helmholtz dann weiter an Objecten untersucht, die in geringer Entfernung von dem einen geöffneten Auge lagen. Er legte einen Papierstreifen mit parallelen Rändern auf eine grosse Tischplatte und beugte sich, ein Auge schliessend, mit dem anderen den Mittelpunkt des Streifens fixirend, soweit auf die Tischplatte herab, dass keine anderen Gegenstände ihm mehr erkennbar waren. Nun schien ihm der Streifen nicht von zwei parallelen Rändern, sondern von zwei mit ihrer Concavität gegen einander sehenden Bögen begrenzt zu sein. Es erschienen also, indirect gesehen, die beiden geraden Linien in der nämlichen Weise gekrümmt, wie die Sternenreihe im indirecten Sehen. In beiden Fällen hätte also das, was indirect gesehen, gerade erscheinen sollte, convex gegen den Blickpunkt 1) sein müssen. Diese Annahme wurde denn auch sofort bestätigt, als Helmholtz, einen Punkt der Tischplatte wie vorhin fixirend, sich bemühte, drei kleine Papierschnitzelchen, die er in einer gewissen Entfernung vom Blickpunkte hingelegt hatte, so zu richten, dass sie ihm in einer geraden Linie erschienen. Es zeigte sich, dass er sie jedesmal in eine gegen den Blickpunkt auf der Tischplatte convexe Linie legte, u. z. war die Convexität der Linie um so auffallender, je weiter von Fixationspunkte ab die Papierchen gelegt waren. — Eine zweite Kategorie von Kreisen einer Kugelfläche, Kreise, welche wirklich convex gegen den Blickpunkt sind, sind die Parallelkreise. (Dieselben sind stets parallel einem der grössten Kugelkreise, aber kleiner als die letzteren, theilen die

1) Im Sehfelde, als der mit dem Blicke selbstverschieblichen äusseren Netzhautprojection, giebt es natürlich nur Einen (annähernd centralen) Blickpunkt.

Kugel also in zwei ungleich grosse Stücke) Helmholtz wandte deshalb seine Aufmerksamkeit diesen zu. Wenn er einen 3—5" breiten Papierstreifen zu einem Halbcylinder formte, das Auge in dessen Axe brachte und dann die Mitte des Papierstreifens fixirte, so erschien ihm derselbe an den beiden Enden breiter, also von zwei mit ihrer Convexität gegen einander gekehrten Bögen begrenzt zu sein. Wie demnach grösste Kreise in den peripherischen Theilen des Sehfeldes concav gegen den Blickpunkt sind, so sind Parallelkreise gegen den Blickpunkt convex, verhalten sich also gerade umgekehrt. Was als ungekrümmte Linie erscheinen soll, muss demnach eine Art mittlerer Richtung zwischen jenen beiden Kategorien von Kreisen haben. Da kann man aber an Linien denken, welche von der Beschaffenheit sind wie die Directionskreise des Blickfeldes. Diese haben in der That eine mittlere Richtung zwischen grössten Kreisen und Parallelkreisen des Blickfeldes, wie folgende einfache Betrachtung zeigt. Denken wir uns einen Punkt uns gerade gegenüber am unendlich fernen Horizont gelegen — wir befänden uns etwa auf See oder in einer weiten Ebene, die nirgends hin dem Blick begrenzt ist, —, unser Blick sei fest auf ihn gerichtet, dann ist dieser Punkt der Hauptblickpunkt und der ihm diametral gegenüber am Horizont gelegene Punkt ist der von Helmholtz 1) so bezeichnete Occipitalpunkt des Blickfeldes. Wählen wir nun irgend einen anderen Punkt, beispielshalber einen vertical in grösserer oder geringerer Entfernung über dem Hauptblickpunkt gelegenen Punkt des Blickfeldes, und denken uns endlich eine horizontal gerichtete Gerade, welche die Kugelfläche des Blickfeldes

1) l. c., S. 492,

im gedachten Punkte tangirt. Dann können wir durch den von uns gewählten Punkt stets drei verschiedene Kreise denken, welche ganz in der Kugelfläche liegen und so beschaffen sind, dass die erwähnte horizontale Tangente der Kugel auch zu jedem von ihnen im betreffenden Punkt Tangente ist 1). Der eine dieser Kreise ist ein grösster, er theilt die Hohlkugel des Blickfeldes in zwei gleiche Hälften und geht in der hinter dem Kopf gelegenen (occipitalen) Hälfte des Blickfeldes gerade so weit unter dem Occipitalpunkte durch, als er in der frontalen Hälfte über dem Hauptblickpunkte weggeht. — Der zweite jener Kreise ist ein Parallelkreis zum horizontalen Meridian des Blickfeldes; er geht durch die hintere Hälfte des Blickfeldes gerade so weit oberhalb des Occipitalpunktes hindurch, wie in der vorderen oberhalb des Hauptblickpunktes. Eine mittlere Richtung hat nun der dritte Kreis, — welcher — kleiner als ein grösster Kreis, aber grösser als ein Parallelkreis, über dem Hauptblickpunkt ebenso hoch weglauend, wie die beiden vorgenannten — weder oberhalb noch unterhalb des Occipitalpunktes, sondern durch denselben hindurch geht. Mit dieser Bestimmung seines Verlaufes haben wir aber dem betreffenden Kreise auch schon den Namen gegeben: es ist ein Directionskreis. Alle Directionskreise, d. h. alle Bahnen, welche die Blicklinie bei Drehung des Auges um feste Achsen, in der Kugelfläche des Blickfeldes beschreibt, gehen durch den Occi-

1) Diese Kreise hat man sich dadurch entstanden vorzustellen, das eine Ebene, in welcher jene Tangente der Kugel liegt um die Tangente selbst als Achse gedreht wird. Die Ebene schneidet die Kugelfläche nach einander allerdings in unendlich vielen Kreisen; allein uns interessiren hier nur die, im Texte selbst näher zu characterisirenden, drei von ihnen.

pitalpunkt 1). (Was von dem als Beispiel gewählten Punkte gilt, gilt ebenso von jedem anderen; nur haben, je nach der Lage des Punktes, die drei fraglichen Kreise veränderte Neigung zum Horizonte, welche durch die allen dreien gemeinsame Tangente bestimmt wird). — So lange das Auge in Primärstellung einen gegebenen Punkt fixirt, fallen Blickfeld und Sehfeld in allen Theilen zusammen, und man kann die im Blickfelde zu ziehenden Linien direct in das Sehfeld übertragen. So untersuchte denn also Helmholtz, ob die im Sehfelde als gerade erscheinenden Linien nicht die Directionskreise des Blickfeldes wären. Zur grösseren Bequemlichkeit aber projecirte er zwei Reihen, zwei auf einander senkrechten Richtungen angehöriger, Directionskreise auf die ebene Fläche einer Wandtafel, welche um ihren Mittelpunkt drehbar war, so dass er sich nach einander auch die Directionskreise anderer als der horizontalen und verticalen Richtung darstellen konnte. 2) Wenn er dann mit Einem Auge und primärgerichteter Blicklinie den Mittelpunkt der Tafel aus der bestimmten Entfernung, für welche die Figur entworfen war, unverrückt fixirte, so erschienen ihm die (als Hyperbeln) projecirten Directionskreise wirklich als gerade, jedenfalls in der Fläche des Sehfeldes nicht gekrümmte Linien, womit denn auch die zweite der oben gestellten Fragen beantwortet war.

Ueberblicken wir die angeführten Methoden, nach denen Helmholtz zu seinen Folgerungen kam, so erscheinen sie einestheils zu schwer, andernteils zu sehr auf bloss subjectiver Controle der Versuchsbedingungen ruhend, als dass man ganz scharfe gleichwerthige Re-

1) Helmholtz, l. c., S. 492.

2) l. c., S. 552 f.

sultate von ihnen erwarten sollte. So ist es gewiss nicht ganz leicht, die drei Sterne so zu wählen, dass man weder bei bewegtem Blick noch im indirecten Sehen durch die zwischen ihnen oder um sie herum stehenden Sterne beirrt werde. Die letzteren beeinträchtigen die klare Vorstellung über die Richtung der beobachteten Reihe am meisten, wenn die drei Sterne — und dies ist doch wünschenswerth — weit möglichst auseinanderstehen. Bei den Versuchen mit verschiedengeformten Papieren auf der Tischplatte fehlt ein objectiver Anhaltspunkt, ob das Auge sich in der richtigen Stellung befindet. Zudem lassen sich alle diese Methoden nicht leicht so vielfach variiren, als zu wünschen wäre. Die Untersuchung der Directionskreise mittels der Projectionen auf die Wandtafel ist allerdings von den gemachten Ausstellungen frei, doch wird auch hier der unzweideutige Eindruck nur unter wesentlichen Anforderungen an die Abstraction des Untersuchenden gewonnen. Deshalb erschien es Herrn Professor Donders wohl angezeigt, die Sache näher zu prüfen unter Umständen, wobei man gar nichts Anderes sieht als eine Anzahl in einer Reihe gelegener Lichtfunken. Zu dem Zwecke sann er darauf, einen Apparat zu construiren, an dem man alle die in Frage kommenden Kreise für die verschiedensten Theile des Gesichtsfeldes darstellen, und der zugleich zur Anschaulichmachung und Demonstration der in dieser Einleitung erwähnten Behriffe und Verhältnisse dienen könnte. Da ich um dieselbe Zeit Studien halber in Utrecht weilte, so betraute mich Herr Prof. Donders mit der Aufgabe, nach seiner Idee die einzelnen Theile des Apparates — des „Cykloskops“ wie er von seiner Bedeutung, die Kreise des Blickfeldes zu demonstrieren, heissen soll — für die Versuche zweckdienlich zu ge-

stalten und dann die Helmholtz'schen Anschauungen selbst an dem Apparate zu prüfen. Dafür, sowie für die ausserordentliche Güte, womit Herr Prof. Donders überhaupt meine langausgedehnten Arbeiten im Utrechter Laboratorium ermöglichte und förderte, für die vielfache Belehrung und persönliche Anregung, die ich ihm verdanke, sei mir an dieser Stelle vergönnt, ihm meinen innigsten Dank auszusprechen.

Indem ich nachstehend die Ergebnisse meiner Untersuchungen mittheile, bemerke ich, dass in dieser Mittheilung die Beschreibung des Apparates und seiner Aufstellung unvermeidlich einen breiten Raum einnehmen musste. Wenn dadurch die Geduld des Lesers einerseits auf die Probe gestellt werden möchte, so entspringt anderseits hieraus ein wesentlicher Vortheil. Alle Vorstellungen, welche den Ausgangspunkt der Untersuchung bilden, werden mit der Demonstration des Apparates zugleich correct und klar eich einprägen und ferner die specielle Art der Einzeluntersuchungen ohne Weiteres verständlich, so dass die Endresultate um so kürzer und schärfer gefasst werden konnten.

Beschreibung des Cykloskops.

Die nach einer Photographie angefertigte Abbildung der Tafel II stellt den Apparat im ganzen dar, so wie er für die Versuche im Utrechter Laboratorium aufgestellt war. Sehen wir vorerst ab von dem Stuhle H I I K, auf dem der Beobachtende Platz nimmt und an dem er gleichzeitig seinen Kopf fixirt, und betrachten das Cy-

kloskop für sich allein. Wir müssen an demselben das Gerüste und eine Anzahl kleiner Vorrichtungen unterscheiden, zwischen denen die Inductionsfunken überspringen. Zum leichteren Verständniss der nachfolgenden Beschreibung gebe ich die umstehende schematische Zeichnung des Gerüstes; sie stellt dasselbe, von oben gesehen, bei horizontaler Lage aller seiner Theile und zwar in zehnfacher Verkleinerung dar. (Die ausgezogenen Linien der Figur bedeuten die Umrisse der wirklichen Theile des Apparates; die punktirten und unterbrochenen Linien existiren in der That an jenem nicht). Dieses Gerüste besteht aus folgenden Theilen:

1) einem Halbkreise A A, durch ein Charniergelenk verbunden mit

2) einem Seitenarm B; dieser ist durch ein gleiches Charniergelenk verbunden mit

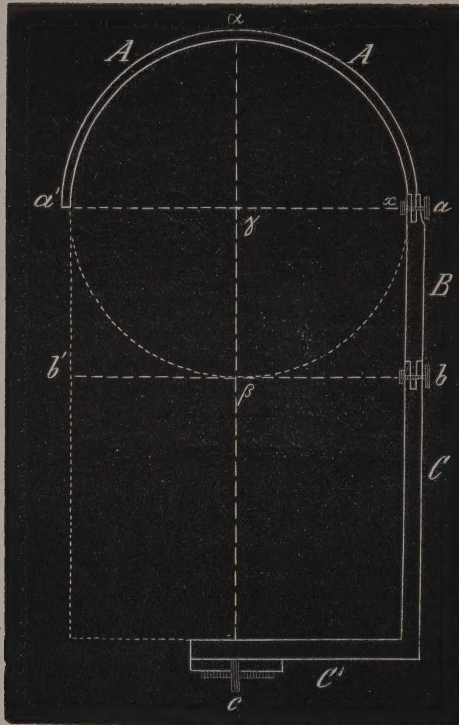
3) einem gebogenen Hauptarm C C', der seinerseits drehbar ist an

4) einem Träger D. Dieser konnte, weil ausserhalb der Ebene der Zeichnung liegend, im Schema nicht dargestellt werden; deshalb vergleiche man die Abbildung der Tafel II.

1) Der halbkreisförmige Theil A A ist der hervorragendste Theil des Apparates. An ihm nämlich sind die Vorrichtungen zur Erzeugung der Inductionsfunken (m, m, m) aufgesetzt. Er wird gebildet von einem vierkantigen schwarzlackirten Holzstab (einem gekrümmten Würfellineal vergleichbar) und ist genau in der geforderten Krümmung mit einem Halbmesser von 22 Ctm. aus einer Holzplatte ausgeschnitten. Damit er nicht durch irgend welche Einflüsse seine Krümmung verändere, wurde diese Platte aus drei dünnen Brettern zusammengefügt, und zwar in der Art, dass die Holz-

fasern jedes einzelnen Brettchens eine von den beiden andern verschiedene Richtung hatten (nämlich nach der

Fig. 1.



Quere und dann nach den zwei sich diagonal überkreuzenden Richtungen). Im Uebrigen freischwebend, hat der Halbkreis in der Verlängerung seines einen Endes bei a einen schmalen Fortsatz, zur Einfügung zwischen zwei am anstossenden Ende des Seitenarmes B angebrachte gleich grosse Fortsätze; die drei Fortsätze sind durch einen Messingzapfen zusammengehalten, wel-

cher quer durch ihre Mitte hindurchgeht, und dessen einwärts gerichtetes schraubenförmiges Ende in eine bei x angebrachte Schraubenmutter eingreift. Um diesen Zapfen kann der Halbkreis A A nach oben und unten gedreht werden. Er bewegt sich dabei um eine transversale Axe, deren Richtung durch die unterbrochene Linie a a' in der schematischen Zeichnung angedeutet ist. Damit der Bogen in der gewünschten Stellung leicht festgestellt werden könne, ist in den Kopf des Messingzapfens bei a an der Aussenseite des Apparates ein kurzer Messingstab eingesetzt, der als einarmiger Hebel ein leichtes Anziehen und Lockern der Schraubenvorrichtung ermöglicht. Ausserdem ist der Halbkreis an seiner concaven Seite mit einer dünnen Lage von Hartkautschuk belegt, damit durch das Holz hin keine Ableitung des electrischen Stromes stattfinden könne.

2) und 3) Der Seitenarm B und der gebogene Hauptarm C C' bestehen aus vierkantigen Holzstücken. Beide sind unter sich durch ein Gelenk b. von gleicher Construction verbunden, wie dasjenige welches wir soeben beschrieben haben. Wenn das Gelenk des Halbkreises (a) feststeht, kann in jenem Gelenke b eine zweite Drehung ausgeführt werden, wobei der Seitenarm gemeinschaftlich mit dem Halbkreise sich wiederum um eine transversale Achse bewegt, deren Richtung die unterbrochene Linie b b' des Schema versinnlicht. — Der Theil B hat (vom Mittelpunkte der Gelenkvorrichtung bei a bis zum Mittelpunkte der Gelenkvorrichtung bei b gerechnet) die gleiche Länge wie der Halbmesser des Bogens: 22 Ctm. — Das Stück C bildet mit C' ein rechtwinkeliges horizontal nach vorne gerichtetes Knie; beide sind fest ineinander gefügt. Die Länge des Stückes C ist für die Untersuchungen selbst gleichgiltig

und wird nur durch die Nebenrücksicht auf die Bequemlichkeit des Beobachtenden bestimmt. C' dagegen hat, vom Punkte c aus gerechnet, wieder die Länge des Bogenhalbmessers. Dieser Theil C' endigt an dem mediangelegenen Ende mit einem starken ringförmigen Knaufe E (s. Taf. VI).

Das ganze Gerüst wird getragen 4) von der vertical stehenden, vierkantigen Holzsäule D (s. Taf. VI), deren Fussende in die entsprechenden Ausschnitte einer an einem Tische festgemachten Schraubzwinge G G eingesenkt und durch zwei Schrauben g g darin festgehalten wird. Durch die Mitte des dicken kreisrunden Kopfendes der Tragsäule (F) geht ein Metallcylinder, welcher das Gelenk c bildet, und welcher ungefähr dreimal so lang als der Theil F dick ist, so dass er vorne und hinten aus letzterem hervorragt. Während der glatte vordere Theil von dem ringförmigen Knaufe E des Stückes C' umfasst wird — um das Abgleiten des letzteren zu verhüten, trägt der besagte Cylinder an seinem Vorderende eine dünne Messingscheibe —, stellt der hintere Theil eine Schraube dar, auf welcher eine starke Schraubenmutter C' sitzt. Wenn diese Schraubenmutter (gleichfalls mittels eines hebelartigen Messingstabes drehbar) angezogen wird, so wird E gegen F angedrückt und kann demzufolge nicht weiter um den Metall-Cylinder sich bewegen. Wird dagegen die Schraubenmutter gelockert, so gleitet E frei um den Cylinder. Letzterer bildet also den eigentlichen Halt des Apparates; um ihn kann derselbe als ein Ganzes gedreht werden, wobei C' successive alle möglichen Stellungen in einer zur sagittalen Achse αc (s. das Schema Fig. 1) senkrechten Ebene annimmt, also wie ein Uhrzeiger sich bewegt, während die Theile B und C

eine Cylinderfläche um jene Achse, der Halbkreis A A dagegen eine Halbkugel beschreibt. Wie man aus der Figur 1 ersieht, bildet die Achse αc den Längsdurchmesser des Apparates; wir wollen sie Hauptachse nennen.

An jeder der drei Gelenkvorrichtungen befindet sich eine feststehende Kreiseintheilung und ein mit dem gedrehten Theile sich verschiebender Index, mittels dessen die Grade der Drehung genau abgelesen werden können. Für das Gelenk c umfasst die Kreiseintheilung volle 360° und ist in Form eines Ringes (S') um das Kopfeende der Tragsäule gelegt; für a und b dagegen genügenden getheilte Halbkreise an der Aussenseite des Apparates (die auf der Abbildung Tafel VI mit S und S bezeichnet sind).

Der Beobachtende sitzt auf einem niedrigen Stuhle H, dessen geschweifte Lehne II sich gegen seine Bauch- und Brustfläche anlehnt. Die Antlitzfläche des Beobachters ist dem Bogen A A zugekehrt, und die übrigen Theile des Apparates umgeben den Kopf wie ein liegender länglicher Rahmen. (Ich will hier noch beifügen, dass es in dem ursprünglichen Plane lag, den Apparat auf beiden Seiten symmetrisch zu construiren, so dass der Rahmen auch links durch einen Seitenarm gleich B und ein gebogenes Theil gleich CC' geschlossen gewesen wäre. Dann wäre jedoch, bei Drehung um die sagittale Achse, der Apparat sehr bald gegen die Schultern des Beobachtenden gestossen, die einer ausgiebigeren Drehung Schranken gesetzt hätten. Um also nicht die Untersuchungen auf verhältnissmässig wenige, von der horizontalen nicht viel abweichende Stellungen beschränken zu müssen, erschien es vortheilhafter, die eine Seite des Apparates offen zu lassen. In der schematischen Zeichnung des Gerüsts (Fig. 1) ist die symmetrisch ge-

schlossene Construction durch eine feinpunktirte Linie angedeutet).

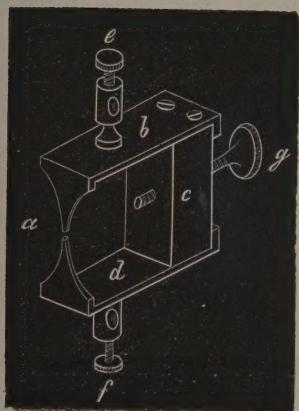
Die Lehne des Stuhles II ist an den beiden entsprechenden Füßen des Stuhles H nicht fest angefügt, sondern durch eine Art von Schlitten-Vorrichtung verschieblich nach oben und unten und wird mittels Stellschrauben i, i, i in der dem Untersucher passenden Höhe festgehalten. Am oberen Ende der Lehne ist ein Kopfhalter nach der von Hering 1) angegebenen Construction K eingesetzt, dessen Mundstück k'' der Beobachtende zwischen die Zähne klemmt. Die quere Messingstange p, welche das bewegliche Mundstück trägt, ist so lang, dass der Kopf mit dem Mundstück weit genug nach beiden Seiten gerückt werden kann, damit einmal das linke und ein ander Mal das rechte Auge des Beobachtenden sich über der Mitte von p befinde.

Werfen wir nun einen Blick auf die etwas complicirt erscheinenden Vorrichtungen m, m, m, die zur Hervorbringung der Funken dienen. Eine Abbildung derselben in geometrischer Projection ist in Fig. 2 gegeben. Es sind kleinfingerbreite Rähmchen, deren quadratischer Durchschnitt etwas grösser ist als der des vierkantigen Bogens. Sie werden so über den letzteren geschoben, wie Ringe auf den Finger. Drei Wände dieser Rähmchen (a, b, d) sind metallisch und schwarz angestrichen, die vierte (c) dagegen aus Hartkautschuk. Letztere ist in ihrer Mitte durchbohrt, um ein Messingschräubchen g aufzunehmen, das den Rahmen gegen die Rückseite des Bogens in der einmal gegebenen Stellung fasthält. Die vordere, d. h. dem Beobachter zugekehrte Wand a ist genau in ihrer Mitte durch-

1) Die Lehre vom Binocularsehen. Leipzig 1868. S. 78 (Fig. 17).

geschnitten, und die beiden Hälften zu schmalen Spitzen geformt, die sich beinahe berühren. Wenn nun Leitungsdrähte, die in den Schränkchen e und f festgehalten werden, mit den Polen eines Inductionapparates in Verbindung gesetzt werden, so geht der Strom einerseits durch b, anderseits durch d auf die vordere Wand a über, und zwischen den Spitzen wird ein Funke sichtbar.

Fig. 2.



Einer Ableitung des Stromes durch die rückwärts gelegene Wand dagegen ist durch den isolirenden Hartkautschuk vorgebeugt. Werden mehrere solcher Rähmchen (ich benutzte deren 8) in kurzen Entfernungen von einander auf den Bogen gesetzt und durch feine Leitungsdrähte unter einander, durch stärkere mit dem Inductionsapparate verbunden, so erscheint eine Reihe von Funken, die alle in einer und derselben Linie

— der Mittellinie unseres halbkreisförmigen Holzstabes — liegen. Man kann natürlich eine grössere Anzahl solcher Rähmchen, mit geringerer Entfernung der einzelnen, anbringen; indessen erwies sich mir zur Beurtheilung, welche Richtung oder Krümmung die Linie habe, die Zahl von acht Funken als Maximum genügend.

Helmholtz gebrauchte für seine Beobachtungen an dem unendlich entfernten Firmament beide Augen. Für unendliche Ferne leisten indessen zwei Augen auch

nicht mehr als eines, wenn schon das Gesichtsfeld ausgedehnter ist. Bei den endlichen Dimensionen unseres Apparates müssen die Versuche nur mit inem Auge geschehen, wobei man also auch nur über ein monoculares Gesichtsfeld verfügt.

Die Aufstellung des Apparates. Beiden Versuchen soll sich das betreffende primär gestellte Auge des Beobachters, noch genauer der Drehpunkt dieses Auges, im Krümmungs-Centrum des Halbkreises AA befinden. Dies ist der Punkt γ in der schematischen Figur 1, er liegt da, wo die Hauptachse αc und die transversale Achse aa' sich schneiden. Es galt also, die Lage dieser beiden Achsen innerhalb des Cycloscoops festzustellen und zugleich dem Kopfhalter diejenige Einstellung zu geben, bei der der Drehpunkt des einen Auges des Beobachters mit dem Durchschnittspunkt der beiden Achsen zusammenfalle.

1) Ein Tisch wurde möglichst genau horizontal gestellt, seine Füße am Boden festgeschraubt und an der Tischplatte das Fussgestell GG des Apparates mit vier Stahlschrauben, die durch die obere Platte der Zwingen in die Tischplatte gingen, so befestigt, dass die Tragsäule D in jener vollkommen vertical stand. Die genau horizontale Lage des Hauptarmes, Seitenarmes und Bogens wurde, für jeden dieser Theile einzeln, mit dem Wasserzeichen bestimmt, und alsdann die Spitzen der Indices an den drei Gelenken des Apparates auf die Null der Kreistheilungen gerichtet. — Hierauf konnte die Hauptachse des Apparates ermittelt werden. Zu diesem Zwecke ist nämlich der das Gelenk c bildende Cylinder in seiner Längsachse durchbohrt, und indem man durch diese enge Röhre visirt, erblickt man einen Theil der Innenfläche des Bogens. In der Mitte dieser sichtbaren

kleinen Partie (bei α Fig. 1) wurde ein Stückchen Spiegelglas mit etwas weichem Wachs festgeklebt und durch verschiedenes Eindrücken in das Wachs in eine solche Stellung gebracht, dass der durch die erwähnte Bohrung blickende Beobachter das Bild des inneren Endes der Bohrung gerade in der Mitte des Spiegelchens erblickte: dann stand also das Spiegelchen selbst senkrecht zur Hauptachse des Apparates. Mit Hilfe dieses Spiegelchens kann der Beobachter sich (auch während der Versuche) jeder Zeit überzeugen, dass sein Auge sich auf der Linie αc befinde. Wenn dies wirklich der Fall ist, muss nämlich, bei horizontalem Stand des ganzen Apparates, das betreffende Auge seine Pupille im Spiegelbilde sehen. Ueber die Mitte des Spiegelchens und die Bohrung im Cylinder c , d. h. über die Hauptachse αc , hinweg wurde nun ein horizontaler Faden ausgespannt, und der Stuhl mit dem Kopfhalter so gesetzt, dass der Faden gerade über den Medianschnitt des Kopfhalters hinwegging. Diese Stellung wurde sofort durch zwei lange Holzleisten (LL Tafel II) gesichert, welche aussen gegen die Füße des Stuhles — die eine rechts, die andere links — am Fussboden festgenietet wurden. Bei Verschiebungen des Stuhles von vorne nach hinten konnte demnach eine Abweichung der Medianebene des Kopfhalters nach rechts oder links nicht mehr statthaben.

2) Die Achse $a a'$ der Figur 1 stellte ich mir durch einen Faden dar, den ich von dem Mittelpunkt von x (der beim Gelenke a beschriebenen Schraubenmutter) querüber spannte, so dass er gerade das freie Ende des Bogens (a') berührte. Die Drehungsachse des Hering'schen Kopfhalters geht, wie bekannt, durch die Mitte der beiden Zapfen, mittels deren der Halter in seine Träger eingelassen ist, oder — wenn wir uns diese

Zapfen wegdenken — durch die Mitte der Bohrungen in den Trägern, die zur Aufnahme der Zapfen dienen. Und da, wenn die Einstellung des Kopfhalters die richtige ist, die Drehpunkte der beiden Augen des Untersuchenden auf eben jener Drehungsachse liegen, so bestand meine zweite Aufgabe darin, dem Stuhl H I I K (s. Taf. II) eine solche Stellung zu geben, dass jener Faden durch die Mitte der Beiden Bohrungen, die sich zur Aufnahme des Kopfhalters in den Trägern I I befinden, und deren Ort mit k und k' bezeichnet ist, hindurch lief. Nachdem ich also vorerst die Lehne I I am Stuhle in derjenigen Höhe angeschraubt hatte, dass ich, sitzend, bequem auf das Mundstück k'' beissen konnte, nahm ich den Kopfhalter ganz heraus. Dann hatte ich nur die Tragstange D in G G entsprechend zu senken und den Stuhl zwischen den Leisten L L entsprechend zu verschieben, bis der genannte Faden, von x aus frei durch die Mitte der beiden Bohrungen laufend, wiederum das Ende a' des Bogens gerade berührte. Auch diese Stellung des Stuhles wurde durch kleine Querleisten lll gesichert, welche zwischen den langen Leisten L L gegen die Füße des Stuhles angebracht wurden.

3) Die Drehungsachse des Kopfhalters war so in Uebereinstimmung gebracht mit der Achse $a a'$ des Cycloscoops. Nun setzte ich den Kopfhalter in die Stuhllehne ein, um diejenige Einstellung desselben auszufinden, bei welcher auch die Drehpunkte meiner Augen sich auf der Drehungsachse des Halters (oder der Linie $a a'$) befänden. Und zwar sollte der Drehpunkt des einen, zuerst des linken, Auges in der Mitte der Linie $a a'$ (im Punkte γ der Figur 1) liegen. Ich bediente mich dazu eines kleinen, an einer Schnur frei herabhängenden Spiegels, der durch ein unten angehängtes Gewicht in ruhiger Lage gehalten wurde und

mit einer doppelten Fadenkreuzung nach Donders 1) Angabe versehen war. Ein Paar Fäden nämlich waren — der eine links, der andere rechts von der Mitte — um den Abstand der Drehpunkte meiner Augen ($= 66,5$ Mm.) von einander entfernt, vertical über das Spiegelglas gespannt. Ein Dritter lief in horizontaler Richtung über sie hinweg. Ich hatte den Bogen A A aus dem Gelenke bei a entfernt und richtete den Spiegel so, dass ich durch die Bohrung bei c die links auf dem Spiegel befindliche Fadenkreuzung und genau hinter ihr das Bild der Oeffnung, durch welche ich hindurchblickte, sehen konnte. Nun wusste ich also wieder, dass jener Kreuzungspunkt in der Hauptachse αc lag, und die Spiegelfläche senkrecht zu derselben gerichtet war. Als dies erreicht war, setzte ich mich auf den Stuhl, nahm das Mundstück k" des Kopfhalters zwischen die Zähne und verschob es so lange auf dem Querstabe p, bis die Mitte der Pupille meines linken Auges sich im Spiegelbilde hinter der links —, die des rechten Auges hinter der rechts gelegenen Kreuzungsstelle der Fäden befand. Und jetzt konnte mittels der Schraubenvorrichtungen in einfachster Weise genau jene Einstellung des Kopfhalters herausgefunden werden, wobei der Kopf beliebige Drehungen nach oben oder unten ausführen kann, ohne dass die Drehpunkte der Augen ihre Lage im Raume verändern. Dies ist dadurch bewiesen, dass die Pupillarmitte eines jeden Auges, bei beliebiger Hebung oder Senkung des Kopfes, im Spiegelbilde stets hinter der entsprechenden Kreuzungsstelle der Fäden ihren Platz

1) Siehe v. Graefe's Arch. f. Ophth. XXI, 3, S. 111 (Fig. 2). — [Hering hat früher (l. c., S. 79) eine andere Methode zu obigem Zwecke angegeben, die ich aber weit weniger bequem und ausserdem nur für sehr geringe Entfernungen anwendbar gefunden habe.]

beibehält. Auf der Querstange p wurde jener Stand des Mundstücks, bei welchem das linke Auge sich im Punkte γ befindet, genau markirt, dann dieselbe Untersuchung mit Bezug auf das rechte Auge gemacht, und der betreffende Stand des Mundstücks gleichfalls auf der Querstange p markirt.

4) Nun erübrigte nur noch, den Primärstand für jedes meiner Augen gesondert aufzusuchen. Ich stellte einen grauen Papierschirm, der in einem Dreifussgestelle ruhte, in möglichst grosser Entfernung vom Bogen vertical zur Hauptachse des Apparates auf. Wie vorher die Kreuzungsstelle der Fäden auf dem Spiegel, so wurde jetzt der Mittelpunkt jenns Schirmes direct in die Verlängerung der Hauptachse gebracht, so dass er durch die Visiröffnung bei c gesehen werden konnte. Dann wurde im Mittelpunkte des Schirmes ein schmaler roth überzogener Streifen von Pappe in der verticalen, ein zweiter in der horizontalen Richtung befestigt und mit Hilfe der auf möglichst periphere Theile der Wand, an welcher der Schirm stand, projecirten Nachbilder, die Primärlage für die Blicklinie erst des in die Hauptachse gerückten linken, dann ebenso des rechten Auges ermittelt, und an einer an der Stuhllehne bei k' angebrachten Kreistheilung die Stellung des Zeigers notirt, welche die Primärstellung bedeutete. Ich constatirte auf diese Weise, was ich schon bei Gelegenheit früherer Untersuchungen gefunden hatte, dass nämlich die Primärstellung für jedes meiner Augen, genau übereinstimmend, diejenige ist, wobei die Blicklinie horizontal und geradeaus gerichtet ist. Die Füsse des Gestelles, in welchem der Schirm stand, wurden am Fussboden festgeschraubt, da der letztere ein für alle Mal stehen bleiben sollte, um zur Controle für den richtigen Stand des Apparates dienen

zu können. Wie wir später sehen werden, wurde für gewisse Versuche der ganze Apparat in dem Fussgestell G G gehoben oder gesenkt, und wenn ich ihn nachher wieder auf den Ausgangsstand bringen wollte, brauchte ich nur (den Bogen ein wenig zu senken und) durch die Visiröffnung bei c zu blicken, bis ich den Mittelpunkt des rothen Kreuzes auf dem Schirm gewahren konnte.

Nachdem die Aufstellung des Apparates so vollendet war, wurde das an der mittelsten Stelle α des Halbkreises A A angebrachte Spiegelchen mit einem Stückchen berussten Papiers bedeckt und auf jener Stelle blieb für alle Versuche eines der Funkenrähmchen stehen, so dass der mittelste der Funken im Punkte α des Bogens übersprang. Anderseits war ich jeder Zeit im Stande, mit Hilfe des wieder enthüllten Spiegelchens zu controliren, ob sich in der Stellung des Apparates oder des Kopfhalters Veränderungen eingeschlichen hatten.

Die Versuche wurden des Abends in absolutem Dunkel angestellt. Behufs einer zuverlässigen Beobachtung sollte nichts Anderes dem Auge sichtbar sein als die Funkenreihe. Erzeugt wurden die Funken mittels eines Ruhmkorff'schen Inductionsapparates, der mit zwei Grove'schen Elementen in Verbindung war und seinen Platz auf demselben Tische fand, an welchem das Cycloscop angeschraubt war. In die primäre Spirale des Inductionsapparates war einmal der Interruptor eingeschaltet, ausserdem konnte der Strom an einer anderen Stelle der primären Spirale in einem mit Quecksilber gefüllten Näpfchen von mir beliebig geöffnet und geschlossen werden. Die die secundäre Spirale N N bildenden Drähte liefen vom Ruhmkorff'schen Apparate beiderseits zu

dem je in der Reihe äussersten Rähmchen, während alle Rähmchen unter sich wieder mit feinen Leitungsdrähten (n, n, n) die je von dem Schraubchen e des einen zum Schraubchen f des andern (s. Fig. 2) liefen, verbunden waren. Bei dem geringen Zwischenraum, der die Spitzen der Rähmchen trennt, brauchte der Strom nicht eben sehr stark zu sein, um alle acht Funken zu erzeugen. Indess erhielt ich nur Oeffnungsfunken; für die Schliessungsfunken waren die Widerstände der acht Unterbrechungen zu bedeutend. Durch Vergleichung der Curve einer Stimmgabel, für welche die Zahl der in der Secunde gemachten Schwingungen mir bekannt war, mit der Curve einer Feder, die am Hämmerchen des Interruptors angebracht wurde, ermittelte ich, dass der letztere im Mittel 50 Unterbrechungen per Secunde machte. Ich erhielt also an jedem der Rähmchen je 50 Oeffnungsfunken in der Secunde; diese Aufeinanderfolge war rasch genug, dass die Funken dem ruhenden Auge als continuirliche erschienen und als constante Fixirpunkte benutzt werden konnten, während sie natürlich bei raschen Bewegungen des Auges gesondert zur Wahrnehmung kamen. Die Funken waren möglichst klein, so dass sie eben im indirecten Sehen noch deutlich wahrgenommen wurden.

Die Rähmchen wurden, dem jedesmaligen Zweck des Versuches und dem linken oder rechten Gesichtsfeld entsprechend, in verschiedenen Entfernungen von einander und an verschiedenen Orten des Bogens aufgesetzt, und dabei nach der Peripherie hin genau die Grenze eingehalten, wo das Urtheil unbestimmt wurde. Die Excursionweite der Blicklinie meines rechten und linken Auges hatte ich vorher bestimmt und Zahlenwerthe gefunden, welche den von Donders als Mittel für normale

Augen angegebenen ziemlich genau entsprachen (nämlich nach innen 45° , nach aussen 43° , nach oben 33° , nach unten 43° resp. 44°). Ich will ferner bemerken, dass Listing's Gesetz hinsichtlich meiner Augen im engeren Blickfelde vollkommen erfüllt ist. Das engere Blickfeld habe ich für die Untersuchungen vorzugsweise, die extremen mit starkem Zwang verbundenen Bewegungen und Stellungen des Auges nur gelegentlich benutzt. Ich überzeugte mich bald, dass — wie Helmholtz ausdrücklich hervorhebt — bei stark excentrischen Stellungen des Auges unser Urtheil sowohl über die Lage der gesehenen Objecte im Gesichtsfelde, als über die Richtung von Linien des Gesichtsfeldes täuscht. Ich setzte also die Rähmchen für jene Versuche, wobei Augenbewegungen ins Spiel kamen, so auf, dass sie, bei gleichen Abständen untereinander, nur etwa zwei Fünftel (ca. 70°) des Halbkreises einnahmen, während für die Beobachtungen mit ruhendem Auge die Distanzen derselben grösser gemacht werden konnten, so dass die beiden äussersten etwa $120\text{--}150^\circ$ von einander entfernt waren (entsprechend der Ausdehnung des Sehfeldes in verticaler ($= 120^\circ$) und horizontaler ($= 160^\circ$) Richtung). — Damit im Dunkeln bei Beurtheilung des indirect Wahrgenommenen das Auge nicht aus der Primärstellung komme, heftete ich im Mittelpunkte des erwähnten Schirmes, über dem Kreuzungspunkte der rothen Streifen, ein kleines Stückchen Papier an, auf dessen Mitte Phosphor gestrichen wurde. Der Mittelpunkt des Schirmes lag ja in der Verlängerung meiner primärgerichteten Blicklinie. Durch die Unbestimmtheit dieses leuchtenden Fixationsobjectes war zugleich jede Vorstellung der Entfernung und damit die Veranlassung zur Accommodation ausgeschlossen. Ein Gleiches muss mit Bezug auf die

Funken selbst gesagt werden. Wir vermögen uns keine Rechenschaft von ihrer Entfernung zu geben, sofern alle Parallaxe ausgeschlossen ist. Wir sehen dieselben also gewissermaassen auf unendlichen Abstand, wie die Sterne am Himmel, und dafür war es nöthig, dass der Kopf fixirt wurde. Das für die Versuche augenblicklich nicht benutzte Auge wurde mit einer schwarzen Binde vollkommen geschlossen.

Um endlich Stellungsveränderungen am Apparate rasch und bequem vornehmen und die Grade der Drehung an den Kreisbögen ablesen zu können, stellte ich hinter meinem Rücken eine Gaslampe auf, deren zuführender Schlauch in zwei Arme getheilt war. Der eine stärkere Schlauch lief über ein im Bereiche meiner rechten Hand befindliches Tischchen und konnte durch Drehung eines Hebelarmes nach Wunsch geöffnet oder geschlossen werden. Der zweite dünne Schlauch leitete nur eben so viel Gas zu, als nöthig war, die Lampe brennend zu erhalten, ohne dass sie im mindesten Helle verbreitete, wenn der stärkere Schlauch geschlossen war.

Eines meiner Augen, zunächst das linke, befindet sich also in der Primärstellung an der bezeichneten Stelle, der Drehpunkt desselben fällt mit dem Krümmungsmittelpunkte des Halbkreises (γ) zusammen. Betrachten wir nun noch einmal Figur 1, so ist unter der eben gemachten Voraussetzung leicht einzusehen, dass

1) durch Drehung des Halbkreises im Gelenke a die Fläche einer Hohlkugel vom Radius $\alpha \gamma$ um den Drehpunkt des Auges beschrieben wird. Bei Ausschluss anderer sichtbarer Objecte ist diese Fläche das Blickfeld; der Bogen A A stellt bei jeder Lage, die

er in derselben einnimmt, einen grössten Kreis des Blickfeldes dar, und alle die so darstellbaren Kreise haben die gemeinschaftliche horizontal gerichtete Achse aa' . Der Richtung dieser Achse entspricht die Lage des Theiles C' des Apparates. Liegt der Bogen so, dass sein Zeiger auf dem Nullpunkt der Theilung steht, so befindet sich die Funkenreihe im horizontalen Meridian des Blickfeldes und der mittelste Punkt α im Hauptblickpunkt.

Denken wir uns den Halbkreis in dieser Lage zu einem vollständigen Meridiankreise ausgezogen (was in unserer schematischen Zeichnung Fig. 1 durch die punktirte Kreislinie angedeutet ist), so würde diese von der Verlängerung der Linie $\alpha\gamma$, also der durch den Hauptblickpunkt gehenden Blicklinie nach rückwärts in β geschnitten. Folglich ist β der Occipitalpunkt des Blickfeldes.

2) Wird das Gelenk a festgestellt und Bogen und Seitenarm gemeinschaftlich vom Gelenke b aus gehoben oder gesenkt, so drehen sie sich um eine transversale Achse bb' , die unser imaginäres Blickfeld im Occipitalpunkte tangirt. Es ist dabei, der Construction des Apparates nach, ganz gleichgiltig, ob die Drehung um die Achse $b b''$ im Punkte β oder im Punkte b ausgeführt wird. Bei diesen Drehungen kommt der Bogen somit stets in einen durch den Occipitalpunkt gehenden Kreis zu liegen, der kleiner ist als ein grösster, d. h. in einen Directionskreis des Blickfeldes. Und zwar haben alle die betreffenden, von links nach rechts gerichteten Directionskreise im Occipitalpunkte mit dem horizontalen Meridian des Blickfeldes eine gemeinschaftliche Tangente. Dies ist eben die Achse $b b'$, deren Richtung uns wieder durch den Theil C' versinnlicht wird. Wir dürfen uns nur den Apparat um das Stück C verkürzt denken, so wird C' den horizontalen Meridian wirklich im Occipitalpunkt

tangiren und auch Tangente sein für alle von links nach rechts gerichteten Directionskreise des Blickfeldes.

3) Wollen wir nun grösste Kreise und Directionskreise anderer Richtung als von links nach rechts darstellen, so drehen wir den ganzen Apparat in dem Gelenke c um seine Hauptachse αc . Die beiden Achsen a und b stehen fest, und C' sei in c um eine beliebige Grösse z. B. 90° nach oben gedreht worden. Dann stellt der Bogen, so lange er selbst seine Stellung zum Seitenarme B nicht verändert, den verticalen Meridian des Blickfeldes dar. — Wenn wir jetzt den Bogen im Gelenke a drehen, so erhalten wir grösste Kreise des Blickfeldes, die sich sämmtlich in einer auf der Ebene der Zeichnung im Punkte γ vertical stehenden Achse schneiden; steht endlich das Gelenk a fest, und wir drehen Seitenarm und Bogen in b, so werden Directionskreise hergestellt, die mit dem verticalen Meridian im Occipitalpunkte gleiche Tangente haben. Für das Stück C' gilt hier dasselbe, was wir bei horizontalem Stande des Apparates gesagt haben: man denke sich dasselbe nach $b b'$ verlegt, so ist es wieder die gemeinschaftliche Tangente selbst. Und so bleiben eben für jede beliebige Drehung, die ausgeführt wird im Gelenke c, die imaginären Linien $a a'$ und $b b'$ parallel mit C'. Die erste jener Linien stellt die gemeinsame Achse aller grössten Kreise, die zweite aber die gemeinschaftliche Tangente aller Directionskreise des Blickfeldes dar, welche für die bestimmte Drehung denkbar sind. Wollen wir also die Richtung dieser beiden Arten von Kreisen für einen bestimmten Stand des Apparates kennen, so ist uns dieselbe durch die Lage, die C hat, gegeben (die fragliche Neigung gegen den Horizont wird an der ringförmigen Theilung abgelesen).

4) Parallelkreise. Zur Darstellung der Parallelkreise des horizontalen Meridians (der von links nach rechts gerichteten also) wird, bei horizontalem Stand aller Theile, der ganze Apparat mit seiner Tragsäule über die Ausgangs-Stellung gehoben oder tiefer in die Tragplatte gesenkt. Wollte man Parallelkreise des verticalen Meridians untersuchen, so müsste der Beobachter, während der Apparat um 90° über den Kopf gedreht wird, mit seinem Sitze aus der Hauptachse des Apparates nach rechts oder nach links rücken. Die Parallelkreise der diagonalen Richtungen endlich erhielte man, wenn gleichzeitig der für einen schiefgerichteten Meridian eingestellte Apparat gehoben oder gesenkt würde, und der Beobachtende weiter nach rechts oder nach links rückte. Da aber für die beiden letztgenannten Fälle Genauigkeit der Beobachtung nur durch complicirte Anordnung einer Verschiebung des Stuhles hätte erzielt werden können, und das Experiment, den ganzen Tisch, an dem der Apparat festgemacht war, regelrecht zu verschieben, noch weniger leicht ausführbar war, so begnügte ich mich hier mit der Untersuchung für horizontal gerichtete Parallelkreise.

Man sieht jedoch, es giebt keine zwei entfernten Punkte im Blickfelde, zwischen denen sich nicht — bei passender Einstellung des Apparates im Ganzen oder seiner Theile — durch die Funkenreihe die entsprechenden Verbindungslinien herstellen liessen. Es ist nicht sehr schwierig, sich über das was man sieht, zu orientiren d. h. man erkennt deutlich, ob die Funkenreihe als gerade Linie erscheint oder als eine gekrümmte, und welcher Art die Krümmung im letzteren Falle ist. Besonders wenn man sich — wie ich dies gethan habe — zur Einübung in der ersten Zeit nur auf Beobachtung der auf-

fallenden Unterschiede bei stärkeren Stellungsänderungen beschränkt. Es ist allerdings für feinere Unterschiede nothwendig, die Augen zwischen je zwei Beobachtungen einen Moment abzuwenden event. zu schliessen; denn wenn man z. B. einen grössten Kreis bei Bewegung des Auges in der Bahn des letzteren einmal concav gesehen hat (s. unten), bleibt der Eindruck der Concavität wohl zuweilen erhalten, auch wenn man wieder ruhenden Blicks den Mittelpunkt des Kreises fixirt. Ausserdem thut man gut, wenn man — aus hellerleuchteten Räumen kommend — vor dem Beginne der Versuche seine Augen für das Dunkel adaptirt, wofür ja hier eine halbe Viertelstunde ausreichend erscheint. Ist man erst einmal orientirt, und ist der Apparat immer recht genau eingestellt, so vermag man ziemlich geringe Abweichungen von der geraden Richtung zu unterscheiden.

ERSTE VERSUCHSREIHE.

Alle Theile des Apparates befinden sich in horizontaler Lage.

ERSTER VERSUCH.

Ausgangsstellung: an sämtlichen Kreistheilungen sind die Zeiger auf Null gerichtet. Die Funkenreihe am Bogen liegt also im horizontalen Meridian des Blickfeldes.

1) Ich sehe die Funken bei directer Betrachtung in einer geraden horizontalen Linie, gleichviel ob ich den im Punkte α überspringenden (Primärstand des Auges) oder einen seitlichen Funken fixire.

2) Ich sehe die Funken in einer geraden horizontalen Linie auch dann, wenn ich keinen derselben fixire, sondern die Reihe mit dem Blicke durchlaufe.

3) Blicke ich über die Funkenreihe weg oder unter ihr hindurch, so erscheint die indirect gesehene Linie im ersten Falle nach oben, im zweiten nach unten, also in beiden Fällen nach dem Fixationspunkt concav.

[4] Man kann nun ebenso, wie Helmholtz dies bei seinem Sternerversuch gethan hat, die Stellung des Kopfes gegen das Object der Beobachtung ändern. In diesem Falle liegt die Funkenreihe natürlich nicht mehr in dem horizontalen Meridian, sondern in einem jener grössten Kreise des Blickfeldes, die mit ersterem eine gemeinsame transversale Achse haben. — Ich sehe die Linie der Funken, wenn ich den Kopf im Kopfhalter nach vorn gesenkt habe und nun mit gehobenem Blick den mittelsten Funken fixire, als eine horizontale Gerade. Verfolge ich die Linie aber bei dieser Stellung des Kopfes nach ihren Endpunkten, so erscheint sie nach unten concav. — Drehe ich den Kopf nach hinten über und fixire den mittelsten Funken mit gesenktem Blick, so erhalte ich wieder den Eindruck einer geraden horizontalen Linie; bewege ich dagegen den Blick längs der Funkenreihe nach ihren Enden, so erscheint sie nach oben concav. — Was wir in diesem Falle wahrnehmen, stimmt vollständig mit den Ergebnissen des folgenden Versuches überein, den wir bequemer ausführen durch Drehung des Beobachtungsobjectes um den unbewegten Kopf.]

ZWEITER VERSUCH.

Der Bogen wird um beliebige Grade gehoben oder gesenkt: Von rechts nach links gerichtete grösste Kreise welche sämmtlich eine gemeinsame transversale Achse haben.

1) Fixirt man den mittelsten der Funken, so erscheint die ganze Reihe als gerade horizontale Linie,

ebensowohl in der oberen als in der unteren Hälfte des Blickfeldes. Fixirt man dagegen einen der in der Reihe äussersten Funken, so erscheint das Stück der Linie das man wahrnehmen kann, zwar noch gerade, aber nicht mehr horizontal. Vielmehr erscheint es ein wenig von links unten nach rechts oben gerichtet, wenn der Bogen gehoben ist, und man den linken — oder wenn der Bogen gesenkt ist, und man den rechten äussersten Funken fixirt. Und es erscheint etwas von links oben nach rechts unten gerichtet, wenn man bei gehobenem Bogen rechts oder bei gesenktem Bogem links blickt.

2) Ist der Bogen gehoben, und bewegt sich der Blick die Funkenreihe entlang nach links, so erscheint das linke Ende derselben nach unten geneigt; wird der Blick in gleicher Weise nach rechts bewegt, so erscheint das rechte Ende der Reihe nach unten geneigt. Die beiden Enden scheinen sich also, wenn der Blick die ganze Funkenreihe rasch durchläuft, aus der horizontalen Richtung zu entfernen und dem Hauptblickpunkt anzunähern. Die Linie ist nach unten concav. — Ist der Bogen gesenkt, und bewegt sich der Blick die Funken entlang nach links, so erscheint umgekehrt das linke Ende der Reihe gehoben. Dasselbe gilt für das rechte Ende, wenn der Blick nach rechts über die Funkenreihe wandert. Die beiden Enden entfernen sich also hier, wenn der Blick die ganze Funkenreihe durchläuft, nach oben aus der horizontalen Richtung, die ganze Linie erscheint nach oben, also wieder gegen den Hauptblickpunkt concav. — Diese Concavität der Linie ist übrigens auffallender, wenn der Bogen gehoben, als wenn er um gleiche Grade gesenkt ist, was ich mir daraus erkläre, dass einmal nach oben die Excursionsfähigkeit des Rect. ext. grösser ist, also die Funkenreihe leichter bis zum End-

punkte durchlaufen werden kann, mehr noch, dass auch nach innen hin die letzten Funken in den oberen Theilen des Blickfeldes sichtbar bleiben, während sie bei stärkerer Senkung durch die Nase verdeckt werden. Die Linie ist länger und darum ihre Krümmung scheinbar bedeutender. — Im Uebrigen wird die Krümmung nach oben sowohl wie nach unten um so stärker, um je mehr Grade der Bogen gehoben oder gesenkt ist.

3) Das Auge blickt in der Primärstellung nach dem leuchtenden Phosphorfleck, während der Bogen entweder gehoben oder gesenkt ist; es erscheint die indirect gesehene Linie der Funken stark concav, im ersteren Falle nach oben, im anderen nach unten. Die Concavität nimmt mit zunehmender Hebung oder Senkung des Bogens zu; doch auch schon bei geringen Stellungsveränderungen des Bogens, z. B. um nur $2\frac{1}{2}^{\circ}$ über oder unter der Ausgangsstellung, ist sie deutlich genug, um empfunden zu werden. Ausserdem gilt, was wir im vorigen Falle bemerkt haben, auch hier: die Concavität erscheint unterhalb der Horizontalebene weniger auffallend als oberhalb derselben.

4) Wechsele ich die Fixation in rascher Folge, so dass bald der mittelste Funke an dem gehobenen, beziehungsweise gesenkten Bogen, bald der Haupt-Blickpunkt fixirt wird, so ändern die peripherisch gelegenen Funken scheinbar ihren Ort im Raum. Sie machen eine deutliche Bewegung in demselben Sinne wie das Auge, und zwar ist diese Scheinbewegung für jeden Funken um so beträchtlicher, je peripherischer er ist.

Am auffallendsten kann man diese Beobachtung dadurch machen, dass man die seitlichen Funken näher zusammen und vom mittelsten etwas abrückt, so dass rechts und links ein Zwischenraum den mittelsten von den seit-

lichen Funken trennt, und die beiden Enden der in Frage kommenden Linie wegen dichterere Nähe der Funken um so lebhafter zur Wahrnehmung kommen. Wenn man nun eine Zeitlang den mittleren Funken fixirt hat und das Auge dann auf den Hauptblickpunkt wendet, so scheinen sich die beiden Enden der Funkenlinie mit einer raschen Bewegung dem Hauptblickpunkt anzunähern, und indem der mittelste Funken allein seinen Ort beibehält, scheint die ganze Linie gegen den Hauptblickpunkt hin concav zu werden. Umgekehrt streckt sich die Linie wieder, wenn man den Blick auf den mittelsten Funken lenkt.

[5) Richtet man den Blick auf eine jenseits, d. h. auf der dem Hauptblickpunkt entgegengesetzten Seite vom Bogen gelegene Stelle — sieht man also über den gehobenen Bogen hinweg oder unter dem gesenkten hindurch, so erscheint die Funkenreihe im ersten Falle nach oben, im andern Falle nach unten concav. Grösste Kreise zeigen sich also unter allen Verhältnissen des indirecten Sehens nach derjenigen Seite concav, wo gerade der Blickpunkt gelegen ist, und stimmen hierin mit den Meridianen des Blickfeldes überein, für die oben (vergl. I, 3) das Gleiche bestätigt ist. Wenn man den Blick abwechselnd auf einen diesseits, dann auf einen jenseits des Bogens gelegenen Punkt richtet, so zeigen die Endtheile der Linie in der unmittelbar vorher beschriebenen Weise sehr deutliche Scheinbewegungen, fast möchte ich sagen — Ausschläge. Wenn man anderseits die Augen schliesst, während man mit der Fixation von einer Seite zur andern übergeht, so macht sich der Betrag der Krümmungsänderung am auffallendsten geltend, weil die Uebergänge durch die gerade erscheinende Linie hindurch fehlen.]

DRITTER VERSUCH.

Das Gelenk bei a wird festgestellt und Drehungen im Gelenke b ausgeführt: Von links nach rechts ge-

richtete Directionskreise, die sämmtlich eine gemeinsame Tangente im Occipitalpunkt haben.

1) Sind Bogen und Seitenarm gehoben, so erscheint, bei dauernder Fixation des mittelsten Funken, die Reihe derselben convex nach unten. Sind jene Theile unter die Ausgangsstellung gesenkt, so erscheint die Reihe im Gegentheile convex nach oben. In beiden Fällen ist die Convexität um so stärker, je mehr der Seitenarm gehoben oder gesenkt war.

2) Diese Convexität verschwindet und macht dem Eindruck einer geraden Linie Platz, wenn der Blick in der Richtung der Funkenreihe nach rechts oder nach links bewegt wird. Lässt man den Fixationspunkt in Zwischenpausen vom mittelsten zu einem Endfunken übergehen, so findet das Umgekehrte statt wie bei Versuch II: die Linie scheint sich aus der leichten Convexität zu strecken, während beim Zurückwenden des Blickes nach dem mittelsten Funken die Enden der Linie etwas in der vom Hauptblickpunkt abgewendeten Richtung zurückzuweichen scheinen.

3) Bei Primärstellung des Auges indirect gesehen, erscheinen die Funken in einer geraden horizontalen Linie, der Bogen mag wenig oder viel gehoben, beziehungsweise gesenkt sein. Und werden Bogen und Seitenarm aus der äussersten Stellung nach oben, wo das Urtheil über die Richtung unbestimmt wird, allmählich zur Ausgangsstellung zurück und von da nach unten geführt bis zu der entsprechenden periphersten Stellung, so ändert sich dadurch Nichts in der Empfindung; die Funkenreihe erscheint fortdauernd in gerader horizontaler Linie. Ich mache darauf aufmerksam, dass unverrückte genaue Fixation des Hauptblickpunktes zu diesen letzten Versuchen unabweisliches Erforderniss ist. Ich habe

mich überzeugt, dass schon bei kleinen Abweichungen der Fixation der unzweideutige bestimmte Eindruck einer geraden Linie verloren geht, wie unten (sub 5) besprochen wird.

4) Bei rasch abwechselnder Fixation zwischen dem mittelsten Funken und dem Hauptblickpunkt scheinen die auf den Enden der Reihe liegenden Funken ihren Ort in Raume zu ändern. Sie zeigen eine sehr deutliche Bewegung, wiederum in der gleichen Richtung wie das Auge, um so deutlicher, je peripherischer sie im Blickfelde sichtbar werden. Machte ich die Anordnung der Funken wieder so, wie im Versuche II, 4) beschrieben, so schien nur der mittelste stillzustehen; die an den seitlichen Theilen der Reihe sichtbaren Funken hingegen lagen mit ihm nur so lange auf einer geraden Linie, als der Hauptblickpunkt fixirt wurde, während sich beim Uebergang der Fixation auf den mittelsten Funken die beiden Enden der Linie nach der dem Hauptblickpunkt entgegengesetzten Seite krümmten, sich von letzterem zu entfernen schienen.

Im Versuche II, 4) wurde die Linie des grössten Kreises im directen Sehen gerade, im indirecten concav gegen den Hauptblickpunkt. Hier, wo die Funken in einem Directionskreise liegen, ist das Umgekehrte der Fall. In der Primärstellung indirect wahrgenommen, ist die Linie gerade, und sie wird gegen den Hauptblickpunkt leicht convex, wenn die Fixation auf ihren Mittelpunkt übergeht, also bei directer Betrachtung.

[5] In Secundärstellungen indirect gesehen, erschien die Funkenlinie verschieden, je nach der Richtung des Blicks. Sie war (soweit ich urtheilen konnte) nach unten leicht concav, wenn der Seitenarm gehoben, der Blick aber unter die Primärstellung gesenkt war, der Fixationspunkt also

in Bezug zur Funkenreihe jenseits des Hauptblickpunktes lag. Lag der Fixationspunkt zwischen Hauptblickpunkt und der Funkenreihe, so erschien sie schwach nach unten convex, um so mehr, je mehr sich der Fixationspunkt ihr selbst annäherte. Lag der Fixationspunkt endlich auf der dem Hauptblickpunkt entgegengesetzten Seite der Funkenreihe, so erschien diese sehr stark convex nach unten, es hatte sich also im letzteren Falle nur der Grad, nicht die Richtung der Krümmung geändert. Die gleichen Beobachtungen machte ich, wenn Bogen und Seitenarm gesenkt waren; nur war die Convexität dann nach oben gerichtet.]

VIERTER VERSUCH.

Alle Theile des Apparates behalten die horizontale Lage; der ganze Apparat wird nach der angegebenen Methode in dem Fussgestell gesenkt oder gehoben. Es ändert sich also nur das Gesamtniveau der Theile in Bezug zur Ausgangsstellung: der Bogen liegt immer in einer der horizontalen Meridianebene parallelen Ebene, stellt demnach Parallelkreise des horizontalen Meridians dar.

1) Wird der Apparat gehoben und der mittelste Funke fixirt, so erscheint die Linie der Funken nach unten convex, und zwar um so mehr, je mehr der Apparat gehoben ist. — Wird der Apparat unter das Niveau der Ausgangsstellung gesenkt und der mittelste Funke fixirt, so erscheinen diese in einer nach oben convexen Linie. — (Wird einer der peripherischen Funken fixirt, so bleibt die Convexität bestehen, aber die ganze convexe Linie scheint ihre Lage im Raume der Art verändert zu haben, als wäre sie etwas um eine Achse gedreht, die mit der Hauptachse des Apparates [primärgerichtete Blicklinie] übereinstimmende Richtung hat. Wenn der Apparat gehoben ist, und man nach dem

äussersten linken oder rechten Funken blickt, erhält man den Eindruck, als wären die medialen Theile der Linie, im Vergleich mit der Fixation des mittelsten Funken, etwas nach oben, gleichzeitig die lateralen nach unten gegangen; ist der Apparat tiefer gestellt und man fixirt einen der äussersten Funken, so ist der Eindruck der umgekehrte.)

2) Derselbe Eindruck von einer Lageveränderung der Linie macht sich natürlich ebenso geltend, wenn der Blick über die Funkenreihe hinwandert. Eine Veränderung, d. h. scheinbare Abnahme der Krümmung ist der resultirende Eindruck bei wiederholter Blickbewegung. Je rascher man die Fixation zwischen dem mittelsten und einem der äussersten Funken abwechseln lässt, desto mehr macht sich dieser letztere Eindruck hinsichtlich der Gesammtlinie geltend.

3) Die Convexität der Linie bleibt, wenn diese in der Primärstellung des Auges indirect gesehen wird doch ist sie wesentlich geringer als bei directer Fixation eines der Funken.

[4] Liegen die Funken in einem Parallelkreise oberhalb des horizontalen Meridians, und man senkt, nachdem man anfänglich den mittelsten Funken fixirt hatte, den Blick mehr und mehr, so wird die Convexität der Reihe immer geringer, ist vom Hauptblickpunkt aus noch wahrnehmbar, wie wir eben gesehen haben, endlich aber, bei stark gesenktem Blick, kann die Reihe gerade erscheinen. Ebenso wenn der Apparat im Ganzen unter die Ausgangsstellung gesenkt ist (die Funken also in einem Parallelkreise unterhalb des Blickfeldhorizontes liegen), und man nun den Blick stark erhebt. Geht umgekehrt der Blick vom Hauptblickpunkt auf einen jenseits der Funkenreihe gelegenen Punkt über, wird also bei gehobenen Apparat über der Bogen weg, bei gesenktem Apparat darunter hindurch geblickt, so wird die Con-

vexität gegen den Hauptblickpunkt noch auffallender als bei der Fixation des mittelsten Funken; die Reihe ist gegen den augenblicklichen Blickpunkt stark concav.]

Dieselbe Reihenfolge der Versuche wurde für das rechte Auge angestellt und ergab das nämliche Resultat.

ZWEITE VERSUCHSREIHE.

Alle Theile des Apparates sind vertical gerichtet.

Der Apparat wird im Gelenke c um 90° über den Kopf gedreht, der Bogen stellt also, so lange die Zeiger bei a und b auf Null gerichtet sind, den verticalen Meridian des Blickfeldes dar. Die Untersuchungen geschehen erst mit dem linken, dann mit dem rechten Auge. Die Ergebnisse waren genau übereinstimmend für beide Augen; ich zähle sie in Folgendem kurz auf, wozu ich bemerke, dass die Modalitäten der Versuche I, II und III ganz analoge waren wie in den entsprechenden Versuchen der ersten Versuchsreihe, d. h. dass die am Apparate vorgenommenen Stellungen jeweilig um die nämlichen Gelenke geschahen wie dort.

I. VERSUCH.

Der verticale Meridian erscheint unter allen Verhältnissen des directen Sehens, bei ruhendem wie in der Richtung des Meridians bewegtem Blick, als gerade verticale Linie. — Im indirecten Sehens erscheint er concav, nach rechts, wenn ich rechts blicke, nach links, wenn ich links blicke, also immer gegen den Fixationspunkt.

II. VERSUCH.

Von oben nach unten gerichtete grösste Kreise, die eine gemeinsame verticale Achse haben

1) Bei Fixation des mittelsten sehe ich die Funken in gerader verticaler Linie. Wenn ich dagegen den in der Reihe obersten oder untersten Funken fixire, so erscheint das sichtbar bleibende Stück der Linie zwar gerade, aber nicht mehr genau vertical. Die Abweichung von der verticalen Richtung erscheint um so grösser, je weiter der Bogen nach rechts oder nach links gedreht ist, immer aber ist sie der Art, dass das periphere Ende des sichtbaren Stückes medianwärts geneigt ist.

2) Bewege ich den Blick längs der Funkenreihe hin, dann erscheint die Linie, sofern der Bogen nach links gedreht ist, concav nach rechts, oder sofern der Bogen nach rechts gedreht ist, concav nach links. Also in beiden Fällen concav nach dem Hauptblickpunkt.

3) Fixire ich den im Hauptblickpunkt befindlichen Phosphorfleck, so erscheint die indirect gesehene Funkenreihe wiederum gegen den Hauptblickpunkt concav. Der Unterschied zwischen der Wahrnehmung bei directer Fixation und im indirecten Sehen ist besonders dann auffällig wahrzunehmen, wenn die Fixation rasch zwischen dem Hauptblickpunkt und dem mittelsten Funken wechselt.

III. VERSUCH.

Von oben nach unten gerichtete Directionskreise, welche im Occipitalpunkte eine gemeinschaftliche verticale Tangente haben.

1) Bei Fixation des mittelsten Funkens erscheint die Linie nach innen, d. h. nach dem Hauptblickpunkte

hin, etwas convex, um so stärker, je mehr Seitenarm und Halbkreis aus der Meridianebene sich entfernen.

2) Wenn man mit dem Blicke längs der Funkenreihe hingeht und namentlich wenn man diese Bewegung öfters wiederholt, so erscheint die vorher convexe Linie vollkommen gerade, um wiederum leicht convex zu werden, wenn der Blick längere Zeit auf einem der Funken ruht.

3) In der Primärstellung des Auges indirect wahrgenommen, erscheint die Funkenreihe als gerade verticale Linie, ebensowohl wenn Bogen und Seitenarm nach rechts, als wenn sie nach links hin gedreht sind. Auch hier wird der Unterschied zwischen der Wahrnehmung im directen und indirecten Sehen besonders auffallend durch die scheinbare Bewegung, welche die Enden der Linie machen, wenn abwechselnd der mittelste Funke oder der Hauptblickpunkt fixirt wird.

Weitere Beobachtungen der Meridiane, grössten Kreise und Directionskreise in den diagonalen Richtungen nahm ich dann, abwechselnd mit dem linken und rechten Auge, für je 15° Drehung des Apparates um seine Längsachse vor und kam durchweg zu genau übereinstimmenden Resultaten. Als Muster aller dieser Versuchsreihen kann mithin die genauer beschriebene erste gelten.

Ich beeile mich, die Ergebnisse meiner Untersuchung in wenige Sätze zusammenzufassen. Um aber zu zeigen, dass, was ich gefunden, nicht rein individuell ist, und um anderseits die Ueberzeugung zu gewähren, dass das Cycloscop vollkommen sicheren und unzweideutigen Aufschluss giebt, welcher stets den verschiedenen Bedingungen des Einzelversuches entspricht, sei mir gestattet, mich auf einen zweiten Beobachter zu stützen. Herr

Professor Donders nämlich hatte die Freundlichkeit, nach Abschluss meiner Versuche, die Beobachtungsreihen für die beiden Hauptrichtungen, die horizontale und verticale, zu wiederholen. Der Apparat wurde zuvor mit Sorgfalt für ihn eingestellt, und ich selbst variierte während der Sitzung im absolut dunklen Zimmer ganz willkürlich die Bedingungen der Beobachtung, ohne zu sagen, welche Art von Kreis ich eingestellt, worauf Professor Donders, was er sah, einem Gehilfen dictirte. Dieser schrieb es, sowie ich in der Zwischenpause zwischen je 2 Beobachtungen der Controle wegen Licht gemacht hatte, nieder. Zu meiner Genugthuung stimmen sämtliche Angaben von Professor Donders so genau mit meinen Resultaten überein, dass ich letztere selbst mit dem auf die geschilderte Weise entstandenen Dictat wiederzugeben mich nicht enthalten kann. Hier folgt es:

Wenn die Funkenlinie in einem Meridian des Blickfeldes liegt, so erscheint sie gerade, ob ihre Mitte fixirt oder der Blick übersiehinbewegt wird. In Secundärstellungen des Auges indirect gesehen, erscheint sie gegen den augenblicklichen Fixirpunkt schwach concav.

Wenn die Funkenlinie in grössten Kreisen des Blickfeldes liegt, erscheint sie, wenn ihre Mitte fixirt wird, so gut wie gerade. Bei Bewegungen des Blicks die Reihe entlang, wird sie stark concav gegen die Mitte des Blickfeldes (wenigstens das Stück der Linie stark welches in dem temporalen Theil des Blickfeldes liegt). Bei Fixation des Hauptblickpunktes indirect gesehen, erscheint die Linie sehr leicht concav gegen jenen (gegen die Mitte des Blickfeldes), beim Blick indie aus-

serhalb der Funkenreihe gelegenen, peripherischen Partien des Blickfeldes, leicht concav nach dem augenblicklichen Blickpunkt (also im entgegengesetzten Sinne wie eben vorher).

Liegen die Funken auf einem Directions-kreise des Blickfeldes, dann erscheinen sie vom Hauptblickpunkt gesehen, als eine gerade Linie. Wird die Mitte der Reihe fixirt, dann zeigt sie sich etwas convex gegen die Mitte des Blickfeldes, was gänzlich verschwindet, sobald man mit dem Blicke darüber hingeht, aber stärker wird, wenn man den Blick nach den jenseits der Funkenreihe gelegenen äussersten Partien des Blickfeldes richtet.

Liegt die Funkenreihe endlich in einem Parallelkreise des Blickfeldes, so erscheint sie nach der Mitte des Blickfeldes convex, wenn man sie bei Fixation des Hauptblicktes indirect wahrnimmt. Diese Convexität der Linie wird stärker, je mehr man den Blick der Funkenreihe selbst nähert, und ist sehr auffallend, sowie man einen Punkt derselben fixirt; Bewegung des Blicks die Reihe entlang, ändert hieran Nichts. (Endlich ist zu erwähnen, dass, wenn man den Blick nach den dem Parallelkreise gerade entgegengesetzten Partien des Blickfeldes richtet (also z. B. stark nach unten blickt, wenn der Parallelkreis über dem horizontalen Meridian liegt) die Reihe sich auch gerade zeigt).

LETZTE VERSUCHSREIHE.

Um zu prüfen, ob die Ergebnisse des Versuches dieselben blieben, wenn ich nicht bloss den inneren beim Blicken gewöhnlich benutzten Theil, sondern die ganze Ausdehnung des monocularen Gesichtsfeldes in Betracht zog, vertheilte ich die Funkenrähmchen in grösseren Entfernungen von einander, so dass sie zwei Drittel bis fünf Sechstel des Halbkreises einnahmen. — Die Ergebnisse waren mit den beschriebenen übereinstimmend, insofern die Meridiankreise und grössten Kreise bei directer Fixation, die Directionskreise bei unbewegtem primärgestelltem Auge, endlich die Meridiane und peripheren Directionskreise aller Richtungen auch bei darüber hinbewegtem Blick als gerade Linien erschienen. Wurde jedoch der Blick in Richtung der Funken bewegt, wenn diese entweder in einem grössten Kreise oder in einem Directionskreise lagen, so zeigten sich im ersten Falle die oft beschriebene Abweichung von der ungekrümmten Richtung, im zweiten Falle der Eindruck einer ungekrümmten Linie nur dann unzweideutig, wenn die Funkenreihe nicht sehr excentrisch im Blickfelde lag. Jenseits einer gewissen Grenzstellung des Bogens, welche für diagonale Richtungen früher erreicht war als für die Richtung von links nach rechts und noch früher für verticale Richtung, war ich über die Art der Krümmung der grössten Kreise nicht sicher, oder ich musste mir sagen, dass ich eine solche gar nicht erkennen konnte; anderseits erschienen die Directionskreise meistens noch schwach gegen den Hauptblickpunkt hin convex. — Noch eine andere Beobachtung drängte sich mir bei diesen Versuchen mit sehr ausgehnter Funkenlinie auf, und zwar in bestimmtester Weise, so oft letztere transversal gerichtet war. Wenn ich nämlich

sagte, die Linie erschien mir unter den und den Umständen gerade, so müsste ich mich eigentlich ausdrücken, sie erschien in der Fläche, in welche mein Auge die Funken projecirte, ungekrümmt. In jener Ebene jedoch, die man sich jedesmal durch den Drehpunkt des Auges und die Funkenreihe gelegt denken konnte, erschien sie nicht gerade: vielmehr erhielt ich den Eindruck, als lägen die mittleren Funken auf einer zur Blicklinie lothrechten Linie, und als bildete das äusserste Ende der Reihe — das linke, wenn ich mich des linken, das rechte, wenn ich mich des rechten Auges bediente, also stets das schläfenwärts gelegene Ende — ein stumpfes Knie mit jener Linie. Mit anderen Worten: die Linie der Funken erschien wie an der Schläfenseite eingeknickt, als wären die gegen das Ende hin sichtbaren Funken dem Auge genähert. Verstärkt wurde dieser Eindruck, wenn ich mehre Funken an dem äussersten wahrnehmbaren Theile des Bogens dicht bei einander überspringen liess — also für das rechte Auge auf dem rechten, für das linke Auge auf dem linken Ende des Bogens —, während die mittleren Funken unter sich und von jenen weiter entfernt waren. Das durch mehrere Funken erzeugte Licht verhalf dazu, die Aufmerksamkeit stärker dem indirect Gesehenen zuzuwenden. Von beiden Seiten zugleich diese scheinbare Annäherung der peripherischen Funken wahrzunehmen, gelang mir nicht so gut, weil eben die Nase dem Einzelauge einen grossen Theil des Halbkreises verdeckte, also dort überspringende Funken für die Wahrnehmung verschwanden. Wenn ich den Kopf nach der Seite des verschlossenen Auges, das offene Auge also temporalwärts wendete, kam der Eindruck, so wie eben beschrieben, allerdings am nasalwärts liegenden Ende der Linie zu Stande, aber fehlte nun an der Schläfen-

seite. Bei vertical gerichteter Funkenlinie nahm ich dies kaum deutlich wahr.

Helmholtz (l. c. S. 555, Absatz 3) hat auf andere Weise diese Beobachtung für das binoculäre Gesichtsfeld gemacht und knüpft die Bemerkung daran, dass es scheine, als ob das Auge aus einer grösseren Entfernung, aus der Tiefe des Kopfes hervor in die Aussenwelt blicke, so dass ihm das Gesichtsfeld in seinen mittleren Partien stärker vertieft vorkomme. —

Bevor ich den experimentellen Theil meiner Aufgabe verlasse, noch eine Bemerkung. Um zu prüfen, welchen Grad von Genauigkeit die Beobachtung mit dem Cycloscop hat, wie bald mit anderen Worten normwidrige Bedingungen die Resultate beeinträchtigen, boten sich mir zwei Wege. Ich konnte eine Versuchsreihe in der Art anstellen, dass ich denjenigen Theil des Apparates, welcher bei dem Versuche momentan festgestellt bleiben sollte, von vornherein in eine abweichende Stellung brachte. Ich konnte also, wenn ich mit dem Bogen allein operirte, den Seitenarm — oder umgekehrt, wenn ich den Seitenarm im Gelenke b zu drehen hatte, den Bogen um 1, 2 oder mehr Grade abweichend einstellen und untersuchen, wie bald sich eine deutliche Differenz gegen die Norm kundgäbe. — Der zweite Weg war der, dass ich am Apparate selbst gar keine Störung vornahm, sondern meinem Auge einen anderen Platz gab, so dass es sich entweder etwas vorne oder hinten, oben oder unten, links oder rechts vom Mittelpunkte der imaginären Kugel befand. Ich wählte den zweiten Weg, weil ich durch denselben Resultate gewann, welche gleich direct in linearen Grössen, in Bruchtheilen der Länge des Radius der Hohlkugel auszudrücken waren. — Die betreffenden Versuche ergaben hinsichtlich der verschiedenen Richtungen der Abweichung übereinstimmende Resultate. Es genügte, mein Auge in der horizontalen oder verticalen Richtung um 0,7 bis 0,8 Ctm, also um ca. $\frac{1}{30}$ der Länge des Radius, aus dem Mittelpunkte

zu verschieben, damit sich an den bis dahin gerade erscheinenden Meridianen und Directionskreisen eine unverkennbare Krümmung zeigte. Eine Verschiebung des Kopfes in der Richtung von vorn nach hinten jedoch projectirt sich nicht in den centralen Theil des kugelförmigen Blickfeldes, ändert also an dem Verhalten der Meridiane gar Nichts, sondern könnte nur dann ihren vollen störenden Effect auf die Wahrnehmung der Funkenlinie äussern, wenn diese im Aequator des Blickfeldes läge, und des Auge gleichzeitig eine Seitwärtswendung von 90° gemacht hätte. Da dies nicht möglich ist, so half ich mir damit, dass ich den Halbkreis von verschiedenen Meridianen aus je 45° excentrisch stellte. Auf die in der Mitte zwischen Hauptblickpunkt und dem Aequator gelegenen Theile des Blickfeldes projectirt, erscheint eine Verschiebung des Auges vom Mittelpunkte der Hohlkugel nach vorn oder nach hinten in der nämlichen Grösse, wie Verschiebungen um gleiche Strecken nach rechts oder links, beziehentlich oben oder unten, ebendorthin projectirt. In der That stellte sich nun auch heraus, dass die Grenzen, innerhalb deren ein störender Einfluss der excentrischen Lage des Auges nicht zu bemerken war, gleich enge waren, ob das Auge nach vorn oder hinten, oder ob es in einem der anderen beiden Durchmesser des Blickfeldes verschoben war. In keinem Falle durfte die Entfernung des Drehpunktes des Auges vom Mittelpunkte des Halbkreises mehr als 1,7 Cent. betragen, sonst fielen sofort die abweichenden Erscheinungen an den der Beobachtung vorliegenden Blickfeld-Kreisen auf. — Es ist hieraus zugleich ersichtlich, dass gegen die Grenzen des engeren Blickfeldes hin die Genauigkeit dieser Beobachtungen nicht viel von der in der Mitte des Blickfeldes abweicht; denn da natürlich eine Verschiebung des Auges in einem der drei Hauptdurchmesser unter einem Winkel von 45° sich nur mit der halben Grösse in die Kugelfläche projectirt, so ist das Verhältniss der seitlichen und centralen Beobachtungsschärfe etwa 0,75 (Mittel): 0,85.

Die Ergebnisse der Untersuchungen noch einmal überblickend, können wir dieselben in einer sehr einfachen Form zusammenfassen: Bei den Raumabmessungen mittels des Gesichtssinnes werden wir im Allgemeinen nicht durch die geraden Linien des Raumes, sondern durch subjectiv gerade Linien geleitet. Deutlicher ausgedrückt: Wenn wir bei der Entscheidung darüber, welches die kürzeste Entfernung zwischen zwei Punkten, oder was eine gerade und was eine gekrümmte Linie ist, ebensowohl die Aufschlüsse der Erfahrung als jedes äussere Hilfsmittel fernhalten, uns also einzig auf unser subjectives Urtheil verlassen, so urtheilen wir nur dann richtig, wenn die fraglichen Linien durch den Hauptblickpunkt gehen; ausserdem irren wir constant nach zwei Richtungen. Wir halten die objectiv geraden Linien erstens dann für gekrümmt, wenn wir den Blick über sie hin, in einer andern als einer durch die Primärlage der Blicklinie hindurchgehenden Bahn bewegen, und zweitens halten wir die geraden Linien des Raumes auch dann für gekrümmt, wenn wir sei bei Ausschluss der Augenbewegungen indirect wahrnehmen. Was uns dagegen als die kürzeste Entfernung, als gerade Linie erscheint, ist in Wirklichkeit gekrümmt, und zwar nach der der scheinbaren Krümmung der geraden Linien entgegengesetzten Seite. Dass in beiden Fällen die Art (die Richtung) der Krümmung, in welcher objectiv gerade Linien erscheinen, die gleiche ist, haben unsere Experimente ergeben, und es lassen sich bei näherer Betrachtung die beiden Täuschungen auf eine einzige zurückführen. Diese aber findet ihre ursächliche Begründung in dem Gesetze, welches den ausgebildeten Modus unserer Augenbewegungen beherrscht.

Da wir uns über die Richtung, über den geraden oder

gekrümmten Verlauf einer Linie am genauesten dadurch unterrichten, dass wir den Blick in ganzer Länge der Linie über sie hinführen, so ist in der That die Zuhilfenahme der Augenbewegungen zu diesem Zwecke uns zur Regel geworden. Wenn wir nun aber von einer Linie zuerst einen ruhenden Eindruck auf unserer Netzhaut erhalten und sie dann, behufs genauerer Beurtheilung, mit dem Blicke von einem Endpunkte zum andern verfolgt haben, so vermögen wir jedesmal durch Vergleichung zu erkennen, welchen Eindruck eine Linie auf unsere ruhende Netzhaut macht, die bei darüber hinbewegtem Blicke gerade erscheint. Durch häufige Wiederholung dieser Vergleichen bildet sich so, wie ja schon in der Einleitung aneinandergesetzt, ein gewisses Urtheil auch hinsichtlich der Richtung von Linien, welche wir nur ruhenden Auges wahrnehmen, in uns aus. Dieses Urtheil ist indessen durchaus abhängig von unseren mit Hilfe der Augenbewegungen gemachten Wahrnehmungen, und eine Täuschung, welche bei letzteren mit unterläuft, muss unausbleiblich auch das weit unzuverlässigere Urtheil mittels des ruhenden Auges fälschen. Bei der festgestellten Uebereinstimmung, die zwischen den beiden hier besprochenen Urtheilstäuschungen besteht, ist es unzweifelhaft nur für die eine — für die dem bewegten Blicke anhaftende — nothwendig, die gesetzmässigen Bedingungen ihrer constanten Wiederkehr zu erforschen; die zweite, dem ruhenden Blicke angehörige, ergiebt sich dann von selbst.

Wir haben gefunden, dass es die Drehung des Auges um eine feste Axe ist, welche bei Ausschluss objectiver Anhaltspunkte des Urtheils ganz allein dafür entscheidet dass die in der Bahn der bewegten Blicklinie (in der „Blickbahn,“ wie wir kurz sagen können) gelegene Linie des Raumes uns gerade erscheint. Nur unter den Um-

ständen eines bestimmten Falles ist eine solche Linie auch wirklich eine Gerade — wie erwähnt dann, wenn sie durch den Hauptblickpunkt geht, der Directionskreis also, welcher Blickbahn ist, einen Meridiankreis des Blickfeldes darstellt. Dieser Fall ist aber unter allen der praktisch wichtigste, am häufigsten wiederkehrende. Denn von sämtlichen Augenstellungen bevorzugen wir ganz besonders eine — die Primärstellung. Wenn wir den Blick über eine Linie hinbewegen wollen, so wenden wir den Kopf dabei gewöhnlich so, dass die primär-gestellte Blicklinie senkrecht zur betrachteten Linie gerichtet ist, Jede Gerade, zu der die primärgestellte Blicklinie senkrecht gerichtet ist, ist Tangente an einem Meridiankreise des Blickfeldes, ihr Bild fällt auf der Netzhaut — und zwar auf dem entsprechenden Meridiane der Netzhaut — mit dem Bilde des zugehörigen Kreisbogens zusammen. Von der Primärstellung aus können wir also, bei Drehung des Auges um eine feste Achse, den Blick jede beliebig gerichtete Gerade entlang bewegen; wenn wir anderseits die kürzeste Entfernung zweier Punkte eines Meridians bemessen wollen, brauchen wir nur das Auge um eine feste (zur betreffenden Meridianebene senkrechte) Achse zu drehen. Nun übertragen wir diese Erfahrung, eben weil sie in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle wiederkehrt, auf alle Linien, denen wir unter Drehung des Augapfels um eine feste Achse folgen können, i. e. auf alle Directionskreise. Jedes beliebige Stück eines solchen erscheint uns als eine Linie, die ihrer ganzen Länge nach unveränderte Richtung hat, und um zwischen zwei Punkten des Blickfeldes den anscheinend kürzesten Weg zu messen, bewegen wir die Blicklinie in den Directionskreise, der durch die beiden Punkte geht.

In dem Gesagten liegt aber nur der vollständige Ausdruck der Thatsachen, noch keine Erklärung. Um einzusehen, warum wir die von den Meridianen abgeleitete Erfahrung auch auf die nicht durch den Hauptblickpunkt gehenden Directionskreise ausdehnen — unser Urtheil so mit den thatsächlichen Verhältnissen in Widerspruch setzend —, müssen wir nach besonderen Qualitäten der Empfindung suchen, welche der Bewegung des Blickes in Directionskreisen (die Meridiane natürlich vorangestellt), und ausschliesslich in solchen, zukommen. Denn nur Etwas, was die Empfindung hierbei vor anderen ähnlichen Empfindungen auszeichnet, kann derartig zwingend unser Urtheil bestimmen. Bei den Gesichtswahrnehmungen ist aber der Empfindungs-Inhalt im Allgemeinen zweifach, einmal von der Erregung der Netzhauttheile, welche den äusseren Eindruck empfangen, sodann vom Innervationszustand des Muskelapparates des Auges herrührend. Diese beiden Momente — Einfluss der Netzhautbilder und Einfluss der Innervationsempfindungen — haben wir auch für unsere Frage in Erwägung zu ziehen.

Wenn ein Auge sich nach Listing's Gesetze bewegt, so folgt daraus, dass ihm wie jeder Meridian so auch jeder Directionskreis, welchen es verfolgt, fortdauernd in unverändertem Netzhautbilde erscheint. Wenn immer ein solches Auge sich um eine feste Achse dreht, so wird ein Stück der in der Blickbahn liegenden Linie nach dem anderen auf den nämlichen Netzhauttheilen abgebildet, jedes nachfolgende Stück der Linie erscheint also stets dem vorhergehende, überhaupt allen Stücken derselben Linie congruent. Soll anderseits das nämliche Auge einer geraden Linie folgen, welche nicht durch den Hauptblickpunkt geht, so kann die geforderte Dre-

hung nicht um eine und die nämliche, feste, sondern nur um eine Anzahl in jedem Moment der Drehung wechselnder Achsen zu Stande kommen. Demzufolge wird auch nicht jedes eben fixirte Stück dieser Linie auf den nämlichen Netzhauttheilen abgebildet, wie das vorausgehende, und die einzelnen Stücke derselben erscheinen nicht sämmtlich einander congruent. Helmholtz 1) hat diese Folgerung des Listing'schen Gesetzes meines Wissens zuerst ausführlich entwickelt. Dass dieselbe thatsächlich erfüllt ist, davon kann man sich am Cycloscop auch sehr leicht überzeugen, wie ich nachher ausführen werde.

Aber eine ganz analoge Folgerung lässt sich aus dem Listing'schen Gesetz für die Innervations-Empfindungen ableiten. Dass die relative Inanspruchnahme der bei einer Drehung des Bulbus betheiligten Muskeln und damit die Innervations-Empfindung, so oft die Drehung um eine feste Achse geschieht, vom Beginn bis zur Vollendung derselben unverändert die nämliche, dass dagegen, so oft die Bewegung des Bulbus nicht um eine und die nämliche Achse ausgeführt werden kann, die relative Inanspruchnahme der betheiligten Muskeln und damit die Innervations-Empfindung in jedem Augenblicke der Bewegung eine andere sein werde, ist ohne Weiteres verständlich, wenn es sich auch dem experimentellen Nachweise entzieht. Wenn also der Blick in einem beliebigen Directionskreis bewegt wird, so bleibt der Empfindungsinhalt nach seiner doppelten Seite von Anfang bis zum Ende der Bewegung constant. Das Bild auf der Netzhaut und die Innervations-Empfindung sagen uns beide: die Linie hat constante (durchaus unver-

1) l. c., S. 493 u. 548 f.

änderte) Richtung. Wenn dagegen die auszuführende Verschiebung des Blicks nicht um eine unveränderliche Achse geschehen kann also z. B. wenn eine nicht durch den Hauptblickpunkt gehende Gerade Blickbahn sein soll), dann constatiren wir einen, in jedem Augenblick der Bewegung wechselnden Empfindungsinhalt und schliessen: dieser Linie kommt keine constante Richtung zu.

Also das beständige Wechseln der Drehungsachsen, welches einen ununterbrochen variirenden Empfindungsinhalt zur Folge hat, ist es, was die unter den oftgenannten Umständen auftretende Täuschung in uns veranlasst, als wären die objectiv geraden Linien gekrümmt. — Helmholtz 1) sagt einfach: „Der Grund dieser Täuschungen ist in den Raddrehungen des Auges zu suchen.“ An der betreffenden Stelle des Helmholtz'schen Werkes passt und genügt diese Erklärung vollkommen, da es sich dort einzig um den Gegensatz zwischen Meridianen und grössten Kreisen handelt. Der Gegensatz zwischen Directionskreisen überhaupt aber und den grössten Kreisen lässt sich nicht darauf begründen, dass bei letzteren eine Drehung um die Blicklinie (wie ich, wegen der doppelten Bedeutung, in welcher „Raddrehung“ von Helmholtz gebraucht wird, lieber sagen will) stattfindet. Darum sah ich mich, um das Verständniss dieser wichtigen Frage so einfach und leicht als möglich zu machen, veranlasst, der Erklärung eine präcisere Fassung zu geben. Eine Drehung des Augapfels um die Blicklinie findet ja auch jedesmal dann statt, wenn letztere in einem peripherischen (nicht durch den Hauptblickpunkt gehenden) Directionskreise bewegt wird. Das charakteristische und für unsere Frage entscheidende

1) l. c., S. 483 oben.

Merkmal dieser letzteren Drehung um die Blicklinie ist nur, dass dieselbe stets um gleiche Winkelgrössen zunimmt, so oft die Verschiebung des Blicks um gleiche Grössen fortschreitet. Bei der Drehung des Auges um veränderliche Achsen dagegen steigt der Werth des Winkels, welcher die Drehung um die Blicklinie misst, durchaus nicht proportional der Länge des von der Blicklinie zurückgelegten Weges 1).

Ich wiederhole: Wir nehmen alle Linien des Blickfeldes, denen wir von irgend einer Stellung des Auges aus unter Drehung des letzteren um feste Achsen folgen können (alle Directionskreise), als gerade, alle anderen Linien als gekrümmte wahr. Aus der Thatsache einer Drehung um eine unveränderliche Achse folgt die Unveränderlichkeit der begleitenden Empfindung vom Beginn bis zum Ende der Drehung. Diese unveränderliche Empfindung knüpft sich, wenn immer die Blickbahn eine centrale ist, an eine objectiv gerade Linie. Der Fall, dass die Blickbahn durch die Primärstellung der Blicklinie hindurchgeht, ist aber, wie wir gesehen haben, der bei Weitem häufigste. Darum nehmen wir auch in den ungewöhnlicheren Fällen, wo die Blickbahn eine periphere ist, die Unveränderlichkeit der begleitenden Empfindung als Beweis dafür, dass die in der Blickbahn liegende Linie gerade sei. Wie bei darüber hinbewegtem Blick halten wir endlich die nämlichen Linien auch dann für gerade, wenn wir sie in der Primärstellung des ruhenden Auges wahrnehmen.

1) Die Drehung um die Blicklinie wächst hier nach um so kleinerem Maasse, je ferner der Blickpunkt dem zum überblickten grössten Kreise senkrechten Meridian des Blickfeldes rückt. Umgekehrt wächst sie in zunehmendem Maasse bei Parallelkreisen.

Wenn nun gleichzeitig mehrere oder viele Directions-
kreise als ebensoviele gerade Linien wahrgenommen wer-
den, so scheinen alle diejenigen die nämliche Richtung
zu haben (parallele Gerade zu sein), welche im Occipi-
talpunkt die nämliche Tangente haben. Ueberhaupt hat
jeder Directionskreis — sofern er nicht selbst ein Meridian
ist — übereinstimmende Richtung mit demjenigen Meri-
dian, mit welchem er im Occipitalpunkt die nämliche
Tangente hat (vergl. die Beschreibung des Apparates
S. 177). Daran muss ich eine Bemerkung knüpfen. Zur
Erklärung der von mir vorausgehend geschilderten That-
sachen legt Helmholtz, wie mir scheint mit Unrecht, das
ausschliessliche Gewicht auf die Unveränderlichkeit des
Netzhautbildes, in der die Directionskreise erscheinen.
Wenn nun auch Gründe der Analogie dafür sprechen
mögen, dass es hauptsächlich der Einfluss des Netzhaut-
bildes ist, welcher uns veranlasst, die in Directionskrei-
sen gelegenen Linien für solche von constanter Richtung
also für Gerade zu halten, so sind wir doch zur Erklä-
rung der letzterwähnten Eigenthümlichkeit der Directions-
kreise genöthigt, das unveränderliche Innervationsgefühl
zu Hilfe zu nehmen.

Denn wenn das Auge nach einander verschiedenen
Directionskreisen, welche eine gemeinsame Tangente
haben, folgt, so sind keineswegs die auf der Netzhaut
entworfenen Bilder alle gleich. In jedem einzelnen Falle
verschiebt sich das betreffende Netzhautbild in sich
selbst, aber das Bild eines zweiten Directionskreises ver-
schiebt sich durchaus nicht auf den nämlichen Stellen
der Netzhaut, wo sich das des früher überblickten ab-
gebildet und in sich selbst verschoben hatte. Um das
einfachste Beispiel zu wählen: Denken wir uns das Auge
einmal um 5° , dann um 10° , endlich um 20° um die

Transversalachse gehoben oder gesenkt, und es sollte nun jedes Mal eine Seitwärtswendung, wieder um eine feste Achse ausgeführt werden, so ist klar, dass die mit unterlaufende Drehung um die Blicklinie im ersten Falle am geringsten, stärker im zweiten Falle, am stärksten im dritten sein würde. Je stärker aber die Drehung um die Blicklinie, desto kleiner würde auch der Krümmungsradius des Bogens sein, welchen das Bild des überblickten Stückes von einem der drei Directionskreise auf der Netzhaut beschriebe. Also die Netzhautbilder der drei gedachten Falle sind nicht die nämlichen. — Wohl aber wird, ob nun das Auge 5° , 10° oder 20° in verticaler Bahn gehoben oder gesenkt ist, in allen drei Fällen die nämliche Innervation des *Musc. rect. ext.* oder *int.* genügen, das Auge um eine feste Achse seitwärts zu wenden. Dass trotzdem die Bahn, in welcher die nämliche Innervation des nämlichen Muskels die Blicklinie führt, jedesmal eine verschiedene, von weniger oder mehr Drehung um die Blicklinie begleitete sein wird, haben wir eben gesehen. Dies ist aber auch leicht verständlich, denn durch die vorausgegangene Hebung oder Senkung des Bulbus ist eben die Zugrichtung der beiden Seitenwender eine andere geworden. Während diese das primärgestellte Auge ohne jede Drehung um die Blicklinie (weil um eine zu dieser senkrechten Achse) in rein horizontaler Bahn führen, bewirken sie natürlich gleichzeitig mit der Seitwärtswendung eine Drehung um die Blicklinie, wenn diese vertical gehoben oder gesenkt war. Diese Drehung um die Blicklinie ist weiter um so stärker, je stärker das Auge gehoben oder gesenkt ist. Dass aber die Empfindung die nämliche sein muss, welche die Innervation des einen der beiden Antagonisten in den drei als Beispiel gewählten Stellungen begleiten,

kann nicht bestritten werden, sobald einmal zugegeben dass die Innervation selbst die gleiche ist. Weiter auf diese Frage einzugehen, ist hier nicht der Ort. Es kann ja, was hier von den einzeln wirkenden Seitwärtswendern gezeigt, leicht auf die Gruppen der Heber und Senker übertragen werden, und es möchte das Angeführte hinreichend sein, um zu zeigen, dass — was uns der Einfluss der Netzhautbilder nicht erklärt — die gleiche Richtung, unter der alle Directionskreise, denen im Occipitalpunkte eine gemeinschaftliche Tangente zukommt, erscheinen — sich ungezwungen aus der gleichen Innervationsempfindung ableiten lässt, welche die Verschiebung des Blicks in einem jeden derselben begleitet.

Die Einflüsse des Netzhautbildes auf unsere Beurtheilung des geraden oder gekrümmten Verlaufes lassen sich leicht mittels Nachbildern am Cycloscop nachweisen. Dazu schlug ich folgenden Weg ein. Ich überzog den Bogen, der sonst die Funkenrähmchen getragen hatte, mit hellgrauem Papier, dem nämlichen, mit welchem ein grosser Schirm überspannt war, welcher sich an der entfernten Wand mir gegenüber befand. Auf der Innenseite der Bogenkrümmung, genau in deren Mitte, zog ich eine deutliche schwarze Linie. Im mittelsten Theile des Bogens aber, ein Stück dieser Linie bedeckend und mit ihr parallel laufend, brachte ich einen schmalen Streifen rothseidenen Bandes an, von dem ich lebhaftere Nachbilder bekam. Wenn ich dann — bei heller Tagesbeleuchtung, sonst ganz wie früher — das eine geöffnete nicht accommodirende Auge in den Mittelpunkt des Halbkreises brachte und mir die verschiedenen Kreise am Cycloscop einstellte, war einfach genug zu

constatiren, ob das Nachbild ganz in der schwarzen Linie blieb, wenn der Blick sich an ihr entlang bewegte, oder nicht. Ersteres war stets der Fall, wenn ich einen Meridian oder sonstigen Directionskreis von beliebiger Richtung eingestellt hatte. Stellte der Bogen aber einen grössten Kreis oder einen Parallelkreis vor, so blieb das Nachbild des Bandstreifens nicht in der Linie, sondern schnitt dieselbe unter einem spitzen Winkel, dessen Grösse zunahm, je mehr ich den Blick von der Mitte gegen die Endpunkte der Linie bewegte. Die Richtung, in welcher das Nachbild von der schwarzen Linie abwich, war natürlich die entgegengesetzte, je nachdem der Bogen in einem grössten Kreise oder in einem Parallelkreise stand (das medianwärts gekehrte Ende wich nach der Seite ab, wohin diese beiden Arten von Kreisen unter den früheren Modalitäten des Versuchs sich concav gezeigt hatten). Selbstverständlich trübt bei diesen Versuchen schon die kleinste Accomodationsanstrengung die Resultate; ich hatte aber nicht nöthig zum Atropin meine Zuflucht zu nehmen, da ich in Folge häufiger und langer Uebung meine Accommodation ganz willkürlich beherrsche.

Ferner stellte ich folgenden Versuch an. Auf dem Schirme an der gegenüberliegenden Wand befestigte ich genau im Blickpunkte meines primärgerichteten Auges einen rothlackirten Messingstreifen, welcher um seinen Befestigungspunkt drehbar war und so in alle möglichen Meridiane gebracht werden konnte. Die Meridiane zeichnete ich von 15° zu 15° auf dem Schirme auf. Dem Theile C' des Cycloscoops endlich gab ich bei jeder Einzeluntersuchung die nämliche Richtung, die der Streifen an dem Schirme hatte, erhielt also durch Drehung des Bogens, beziehentlich des Bogens und Seitenarmes die

grössten Kreise und Directionskreise, deren Achse, beziehentlich Tangente mit der Achse und Tangente des betreffenden Meridianes identisch waren. Erzeugte ich mir diesmal ein Nachbild des Streifens und projecirte es der Art in einen grössten Kreis, den der grauüberzogene Bogen vorstellte, dass ich den markirten Mittelpunkt desselben fixirte, dann deckte sich das Nachbild vollkommen mit der schwarzen Linie, ganz gleichgiltig, ob Vorbild und Bogen horizontale, verticale oder diagonale Richtung hatten. Sobald ich meinen Blick aber über die Linie schweifen liess, bildete das Nachbild natürlich wieder einen spitzen Winkel mit der Linie, wie im vorigen Falle, dessen Grösse wuchs mit der Entfernung des Blicks von der Mitte. Wenn dagegen der Bogen einen Directionskreis vorstellte und ich dann das Nachbild auf den Mittelpunkt projecirte, so deckte dieses sich nicht mit der schwarzen Linie (die ja nun etwas gegen das Centrum des Blickfeldes convex erschien), sondern bildete die Tangente am Mittelpunkt derselben. Auch bei Verschiebung des Blickes längs der schwarzen Linie blieb das Nachbild stets Tangente des Directionskreises an demjenigen Punkte der Linie, der gerade fixirt wurde. Wenn endlich der Bogen die Lage eines Parallelkreises hatte, und ich die Marke im Mittelpunkt fixirte, dann war das Nachbild allerdings auch Tangente desselben im Mittelpunkte; sobald ich den Blick aber über die schwarze Linie wandern liess, schnitt das Nachbild dieselbe wieder unter spitzem Winkel, in entgegengesetzter Richtung als es bei grössten Kreisen der Fall war.

Dieser Versuch illustriert also ein Verhältniss, von welchem in der Einleitung (S. 157) die Rede gewesen ist. Eine gerade Linie, oder hier das Nachbild einer

solchen, welche eine Kugel in irgend einem Punkte tangirt, ist gemeinschaftliche Tangente an einem grössten Kreise, einem Directionskreise, einem Parallelkreise, welche im nämlichen Punkte der Kugel zusammenstossen. Denkt man sich die drei verschiedenen Kreise und die Tangente in der Richtung des Radius, der jenem Punkte der Kugeloberfläche entspricht, projecirt, so fällt die Projection der Tangente mit jener des grössten Kreises in ihrer ganzen Länge zusammen, mit jener der beiden letzteren aber nicht. Wenn man ferner eben diesen Radius (die Blicklinie) als Radius vector so in der Kugel herumführt, dass er eine Kegelfläche mit der Spitze im Kugelmittelpunkt (hier Drehpunkt) beschreibt und dass er schliesslich in den sagittalen Durchmesser der Kugel nach hinten zu liegen käme, bewahrt die Tangente (Nachbild) stets ihre relative Lage zu allen Punkten des Directionskreises, selbstverständlich aber wird sie dies den anderen Kreisen gegenüber nicht thun, sondern einen Winkel einerseits zur Ebene des grössten, anderseits des Parallelkreises bilden, welcher mit zunehmender Entfernung von dem ersten Blickpunkte wächst.

Den beschriebenen Versuchen kommt an sich keinerlei Werth oder Bedeutung zu, es schien mir jedoch aus mehrfachen Gründen statthaft, sie hier anzuführen. Einmal weil sie den Commentar zu der Aeusserung von Helmholtz 1) liefern; „dass das Nachbild congruiren wird mit der Richtung aller derjenigen Directionskreise, die im Occipitalpunkte die gleiche Tangente mit demjenigen haben, mit dem es zuerst congruirte,“ dass also auch durch einen directen Akt der Netzhaut-Empfindung constatirt werden könne, welche Directionskreise über-

1) l. c., S. 493 u. 548.

einstimmende Richtung haben (vgl. oben S. 303). Macht man den Streifen, von dem man das Nachbild entwickelt, sehr kurz und legt ihn in die Mitte eines Meridians oder excentrischen Directionskreises, dann kann man allenfalls — einem beliebigen Directionskreise, der gleiche Tangente mit jenem hat, mit dem Blicke folgend — die geringe Abweichung zwischen dem Nachbild als Tangente und dem entsprechenden Bogen vernachlässigen. Vollkommen decken sie sich nie. — Ferner wird eine neuerdings von Schoen wiederholt 1) ausgesprochene Anschauung „dass alle Gegenstände, in Secundärstellungen angeblickt, auf denselben Netzhautstellen sich abbilden, auf welche sie fallen, wenn ihnen das Gesicht vollständig zugewandt wird“, durch obige Versuche illustriert. Alle jene Linien nämlich werden in einer Secundärstellung auf den nämlichen Netzhauttheilen abgebildet, auf die sie in der Primärstellung fallen, welche entweder in der Richtung der Blickbahn selbst oder senkrecht zu dieser Richtung liegen. Alle anderen Linien dagegen werden, auch bei Annahme eines kugelförmigen Gesichtsfeldes, auf denselben Netzhauttheilen, auf die sie in der Primärstellung fallen, nicht mehr abgebildet werden, wenn in einer Secundärstellung angeblickt. In der That bedarf es, um sich davon zu überzeugen, nicht des Cycloscoops. Man hat ja dasselbe an einer verticalen Tafel mit horizontalen und verticalen Linien (den Projectionen grösster Kreise des Blickfeldes), welche Tafel um ihren in der Höhe des Auges des gerade gegenüber stehenden Beobachters befindlichen Mittelpunkt drehbar ist, oft genug nachgewiesen. — Die Vergleichen der Lage eines linienförmigen Nachbildes in Bezug auf die Directions- und

1) Arch. f. Opth., 2, S. 180 und 313.

Parallelkreise des Blickfeldes is jedenfalls mit Hilfe des Cycloscops sehr einfach und elegant auszuführen, während es einigermassen mühsam ist, diese beiden Kategorien von Kreisen auf eine Ebene zu entwerfen, sowie die einzige Entfernung, für welche diese Projection gilt, genau zu controliren. So rechtfertigt sich die Erwähnung meiner Nachbildversuche auch wohl noch aus dem Grunde, weil sie zeigen: wie leicht und sicher das Cycloscop die Untersuchung macht, ob und in welchem Umfange des Gesamt-Blickfeldes ein Auge dem Listing'schen Gesetze folgt, und wie präcis etwaige Abweichungen der Art und dem Umfange nach damit bestimmt werden können.

Erklärung der Abbildung.

Taf. II.

- A A Halbkreis, auf welchem die Rähmchen zur Erzeugung der Funken (m. m. m. .) aufgesteckt werden.
- B Seitenarm.
- C C' E knieförmiger Hauptarm. E das knaufförmige Ende desselben.
- D D Tragsäule des Apparates. F das knaufförmige Ende desselben.
- a Schraube, welche das Charniergelenk zwischen Bogen und Seitenarm bildet, x die zugehörige Schraubenmutter.
- S Zeiger und Kreistheilung von 180° .
- b Charniergelenk zwischen Seitenarm und Hauptarm; y der Zapfen zum Anziehen und Lockern der Schraube.
- S' Zeiger und Kreistheilung von 180° .
- c Centrale Bohrung, welche durch den das Hauptgelenk bildenden Metallcylinder geht.
- E' Schraubenmutter, zum Feststellen und Lockern des Hauptgelenkes mit einem Arm (Zapfen) versehen.
- S'' Zeiger und Kreistheilung von 360° .
- G G Schraubenzwinge, am Tische T T festgeklemmt und an geschraubt.
- Durch ihre Ausschnitte geht die Tragsäule (D D) des Apparates und kann durch die Schrauben g g festgestellt werden.
- H Stuhl, auf dem der Untersuchende sitzt.
- I I Lehne desselben, in den Ausschnitten i i mittels Schrauben höher oder niedriger zu machen.
- K Kopfhalter.
- k Schraubenmutter mit Arm zum Feststellen des Kopfhalters.
- k' Zeiger und Kreistheilung von 180° .
- k'' Mundstück des Kopfhalters, an der Querstange p zu verschieben.
- L L Längsleisten am Fussboden } den Stuhl festzuhalten.
- I I Querleisten am Fussboden }

NN Drähte der secund. Spirale des Inductionsapparates.

mmm... die Funkenrähmchen..

nnn... Verbindungsdrähte zwischen denselben.

(Die Theile AA, B, CC' (Bogen, Seiten-Arm und Hauptarm) des Apparates sind in der Abbildung aus der vollkommen horizontalen Lage etwas nach abwärts gedreht dargestellt. Es war diess nothwendig, um den Kopfhalter gut sichtbar werden zu lassen. Es wird nicht schwer fallen, sich zu vergegenwärtigen, dass beim Ausgange der Untersuchung die 3 Punkte a, k' und k in einer horizontalen Linie liegen.)

UEBER DEGENERATION VON NERVENFASERN.

EIN BEITRAG ZUR CELLULARPHYSIOLOGIE.

VON

TH. W. ENGELMANN.

Hierzu Taf III.

Die vortrefflichen Untersuchungen von Ranvier 1) haben uns ganz neue Einblicke in den Bau und das Leben der Nervenfasern eröffnet. An Bedeutung zweifellos obenan steht die Entdeckung dass jede markhaltige Nervenfaser nicht als eine einfache organische Grundform, als ein einfaches physiologisches Individuum, wie etwa eine quergestreifte Muskelfaser, sondern als eine Vielheit solcher, nämlich als eine Kette einkerniger Zellen zu betrachten ist. Jede Faser zeigt, wie der französische Forscher fand, in regelmässigen Abständen ringförmige Einschnürungen der Schwann'schen Scheide mit denselben entsprechenden Unterbrechungen der Markscheide. Der Abstand je zweier Einschnürungen ist für jede Faser — vom Anfangs- und Endbezirk abgesehen — ziemlich constant und im

1) Ranvier, Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs. Archives de physiologie normale et pathologique. 1^{re} Serie. Tome IV. 1872.

Allgemeinen um so grösser je dicker die Faser. Ein bis zwei Millimeter ist das vorherrschende Maass. In der Mitte zwischen je zwei Einschnürungen liegt an der Innenfläche der Schwannschen Scheide, in einer muldenförmigen Vertiefung der Markscheide, umgeben von etwas Protoplasma, ein Zellkern. Nach Einwirkung verdünnter Höllensteinlösung färben sich — in Uebereinstimmung mit der bei anderen Zellcomplexen erprobten Wirkungsweise dieses Reagens — die Grenzen zwischen den Faserabschnitten braun, zunächst die ringförmigen Einschnürungen der Schwann'schen Scheide, etwas später auch die Axencylinder im Niveau der Einschnürungen. — Es ist nach alledem kein Zweifel dass jeder Faserabschnitt den morphologischen Werth einer Zelle hat.

Diese Thatsachen — deren Bestätigung so leicht ist, dass ich nicht wohl begreife wie man sie auf Grund eigener Untersuchungen hat bezweifeln können — mussten den Wunsch rege machen, zu untersuchen, in wie weit den Ranvierschen Zellen auch physiologische Selbständigkeit zukomme. Von besonderer Bedeutung erschienen mir in dieser Hinsicht die Ranvierschen Entdeckungen für die Auffassung der Leitungsvorgänge im Nerven. Nach der herrschenden Ansicht bildet der Axencylinder durch die ganze Länge einer Faser hindurch ein Continuum, einen nirgends unterbrochenen Strang, in welchem die Erregung von jedem Querschnitt zum andern die nämlichen Bedingungen für ihre Fortpflanzung findet. Ranviers Entdeckungen machten jedoch, wie mir schien, im Gegentheil höchst wahrscheinlich, dass an den Zellgrenzen auch eine Discontinuität im Axencylinder bestehe, jede Zelle ihren eigenen Axencylinder habe, der während des Lebens mit denjenigen der beiden angrenzenden Zellen zwar in innigem Contact, aber nicht in wirklicher Continuität sich

befinde. Diess als richtig vorausgesetzt, würde dann die Fortpflanzung der Erregung durch die Nervenfasern nach demselben Princip erfolgen, welches ich zur Erklärung des peristaltischen und antiperistaltischen Fortschreitens der Erregung in anderen animalen Zellenketten (glatte Muskelhäute, Herzmuskel, flimmernde Epithelialmembranen) aufgestellt habe 1).

Falls sich die Sache in Wirklichkeit so verhielt, liess sich erwarten dass die Ranvierschen Zellen beim Absterben ihre physiologische Gemeinschaft aufgeben, für sich absterben würden, wenn anders das von mir ausgesprochene Gesetz 2) allgemeine Giltigkeit hat, dass Zellen die während des Lebens durch Contact physiologisch leitend miteinander verbunden sind, doch isolirt absterben, den Process des Absterbens nicht wie den der Erregung einander durch Contact mittheilen.

Auf Grund einiger Beobachtungen an durchschnittenen Hüftnerven des Frosches habe ich bereits 3) die Giltigkeit dieses Gesetzes auch für die Nervenfasern aussprechen zu dürfen geglaubt. Eine ausführlichere Untersuchung, deren Resultate hier folgen, hat nun in der That die Berechtigung dieses Auspruches sicher dargethan und damit obiger Vermuthung eine neue wichtige Stütze verliehen.

Die Beobachtungen wurden zum weitaus grössten Theil am N. ischiadicus grosser Exemplare von *Rana esculenta* angestellt. Grosse Exemplare wählte ich, da ich zugleich die Aenderungen der electromotorischen Leistungen während der Degeneration zu verfolgen beabsichtigte, worüber ein nächster Artikel handeln wird. Der Nerv ward

1) Onderz. etc Tweede Reeks II. 1869. p. 398 vlg. Derde Reeks. I. p. 27 vlg. III. 2. pag. 79.

2) Onderz. etc. Derde R. III. 2. pag. 92.

3) Ibid. III. 2. pag. 93.

etwa in der Mitte des Oberschenkels in möglichst kleiner Wunde aufgesucht, mit feiner Pincette gefasst und mittelst sehr scharfer, spitzer Scheere, ohne Verletzung der anliegenden Blutgefässe, möglichst genau senkrecht zu seiner Längsaxe, etwa 1—2 m.m. oberhalb und unterhalb der erfassten Stelle durchschnitten. Das abgetrennte Stück (von 2—4 m.m. Länge) ward, um Einmischung von Regenerationsvorgängen möglichst auszuschliessen, entfernt, die beiden Stümpfe vorsichtig zurückgelagert und mit Muskeln und Haut bedeckt 1). Weiterhin wurden die Thiere (zu höchstens viere) in grossen Glasgefässen, deren Wasser fast täglich erneuert ward, im Zimmer aufbewahrt. Die Mehrzahl aller dieser Versuche fiel in die Monate März bis Mai 1876. — Eine geringe Zahl von Versuchen wurden am Ischiadicus und Vagus von Kaninchen und Ratten angestellt. Hier excidirte ich in analoger Weise jedesmal ein 5—10 m.m. langes Stück.

Ein, zwei u. s. f. Tage nach der Operation wurden die Nerven herausgenommen, $\frac{1}{2}$ — 24 Stunden lang in Osmiumsäure von 0.25—1%, danach mitunter erst in Carmin oder Picrocarm. ammoniae eingelegt, endlich in verdünntem Glycerin auf dem Objectträger in ihre einzelnen Fasern zerlegt. Letzteres gelingt, wenn man die zu zerzupfenden Nervenstücke nicht länger als 2—3 m.m. macht, so leicht, dass die Mehrzahl der Fasern in ihrer ganzen Länge genau zu verfolgen sind. — Keine anderes mir bekanntes Verfahren erreicht an Vortrefflichkeit auch nur annähernd die Osmiumsäure-behandlung. Ich bin darum immer wieder zu der-

1) Beiläufig sei bemerkt dass stets der Nerv der anderen Seite am gleichen Ort und in gleicher Weise praeparirt, jedoch nicht durchschnitten ward. Diess war im Interesse der electricischen Versuche geboten, für die hier vorliegenden Fragen jedoch unwesentlich.

selben zurückgekehrt und halte es auch für unnöthig die Wirkungsweise anderer Verfahren hier zu besprechen.

Nöthig ist es jedoch, kurz der Besonderheiten zu gedenken, welche *normale*, in der angegebenen Weise behandelte Nervenfasern zeigen, insofern diese Besonderheiten zur Unterscheidung normaler von degenerirten Fasern sowie für das Verständniss der Degenerationsvorgänge von Wichtigkeit sind. Neues habe ich hier kaum, aber wohl manches Streitige zu erwähnen. Folgendes möchten die Hauptsachen sein.

1) Die Schwannsche Scheide liegt der Markscheide überall, ausgenommen da wo der Kern sich zwischen sie und die Markscheide einschiebt, vollkommen glatt an, so dass sie bei ihrer grossen Dünne als selbständige Begrenzung überhaupt nicht zu erkennen ist. An den Zellengrenzen, wo die Markscheide fehlt, schnürt sie sich ein, im Allgemeinen um so tiefer je dicker die Faser, und legt sich direct an die Oberfläche des Axencylinders an, auf dem sie dann als selbständige doppelte Begrenzungslinie, wenschon nicht immer deutlich erscheint.

2) Die Markscheide erscheint ganz homogen schwarz gefärbt, ohne jedoch undurchscheinend geworden zu sein. Sie bildet von einer Ranvierschen Einschnürung zur andern eine scheinbar nirgends unterbrochene Hülle. Bei sorgfältiger Untersuchung zeigt sie aber — besonders deutlich an etwas gedehnten oder mit sehr dünnen Osmiumsäurelösungen behandelten Fasern — die von H. D. Schmidt 1) und Lanterman 2) näher beschriebene Zusammensetzung

1) H. D. Schmidt, On the construct. of the dark of double-bordered nerve fibre. Mountly microsc. journ. XI, 1874. pag. 200.

2) A. J. Lanterman, Zum feineren Bau der markhaltigen Nervenfasern. Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1874. No. 45, pag. 707 fig.

aus verschieden langen, mit ihren schräg abgestutzten Enden ineinander geschobenen röhrenförmigen Abschnitten. Die Zwischenräume zwischen diesen sind — wenn nicht durch Zug künstlich vergrössert — so schmal, dass Verwechselung mit den breiten Zellengrenzen nicht wohl vorkommen kann. — Die Dicke der Markscheide ist bei den grösseren ziemlich regelmässig cylindrischen Nervenfasern am beträchtlichsten und sehr gleichmässig. Bei den dünneren, unregelmässiger, mehr varicös, gestalteten Fasern, ist sie meist an den Stellen des kleinsten Querschnitts auch am dünnsten und dann oft so dünn, dass sie dem flüchtigen Blicke wohl einmal zu fehlen scheinen kann. Wegen dieses Umstandes fallen die Ranvierschen Einschnürungen an den dünnen Fasern nicht so leicht als specifische Bildungen ins Auge. Immerhin sind sie bei einiger Aufmerksamkeit stets sicher von anderen Einschnürungen zu unterscheiden.

Anm. Ich gehe hier nicht auf die Frage ein, ob die Schmidt-Lanterman'schen Markstücke praexistirende Bildungen oder Kunstproducte sind. Nur dagegen muss ich protestiren, dass sie die morphologischen Elementartheile der Nervenfasern, Zellenaequivalente, sein sollen, wie Lanterman wahrscheinlich achtet. Diess widerlegt sich schon durch den Umstand, dass zwischen je zwei Ranvierschen Einschnürungen, also auf eine im Allgemeinen sehr grosse Zahl der erwähnten Markstücke, immer nur ein Kern kommt, der zudem fast ausnahmslos in der Mitte zwischen den beiden R.'schen Einschnürungen liegt. Ich muss mich in Betreff dieses Punktes durchaus auf die Seite des französischen Histiologen stellen. Uebrigens spricht schon die bedeutende, keine Gesetzmässigkeit verrathende Verschiedenheit in der Grösse selbst der zur nämlichen Faser gehörigen Markstücke, stark gegen ihre Natur als eigentlicher Elementartheile, als morphologischer Individuen. Ebenso der Umstand dass sie sich bei stärkerem Zug u. längerer Maceration in sehr verdünnter Osmiumsäure in mehr und mehr kleinere, sonst gleiche Stücke spalten.

3) Der Axencylinder füllt gewöhnlich das Lumen

der Markscheide vollkommen aus, gerade wie in der lebendigen unversehrten Faser. Seltener hat er sich überall oder stellenweise auf einen geringeren Durchmesser zusammengezogen. Doch sah ich ihn nie als ein so dünnes Band wie Cossy und Déjerine 1) ihn neuerdings abbilden. Er erscheint dann äusserst blass begrenzt, von der Markscheide durch einen mit schwächer lichtbrechender Substanz erfüllten Raum getrennt.

Anmerk. Letzterer Raum entsteht offenbar dadurch, dass der im frischen Zustand das Marklumen total ausfüllende Axencylinder beim Absterben „gerinnt“, d. h. sich zusammenzieht und dabei Flüssigkeit (Serum) auspresst, welche sich zwischen dem geronnenen Axenfaden u. der Markscheide ansammelt. Insofern stimme ich Fleischl zu, der die beim Erhärten in verschiedenen Flüssigkeiten auftretenden Volumveränderungen des Axencylinders kürzlich besprochen hat 2). Ich kann jedoch Fleischl nicht zugeben, dass der Axencylinder mit Rücksicht auf dieses Verhalten ganz einzig dastehen soll. Wesentlich dasselbe Verhalten zeigen z. B. die Fibrillen der quergestreiften Muskelfasern, wie ich anderwärts näher ausgeführt habe 3). Entschiedene Verwahrung ist weiter einzulegen gegen Fleischl's Annahme dass der Axencylinder eine Flüssigkeitsäule sei. Er mag noch so weich sein — und unzweifelhaft ist er äusserst weich, man denke nur an die Neigung nackter Axencylinder (des Hornhautepithels z. B.) Tropfen zu bilden — eine Flüssigkeit ist er darum nicht, wenn anders man als Kennzeichen einer Flüssigkeit betrachtet, dass alle Moleculé sich darin völlig regellos durcheinander bewegen. Ein solcher Zustand schliesst die Annahme von Organisation aus. Dass der Axencylinder aber organisirt ist, beweisen ausser seinen Lebenserscheinungen auch gerade die von Fleischl besprochenen Gerinnungsvorgänge, speciell die Thatsache dass der Axencylinder

1) Cossy et J. Déjerine, Recherches sur la dégénérescence des nerfs séparés de leurs centres trophiques. Journ. de Physiol. norm et pathol. 2^{me} Sér. T. II. 1875, Pl. 25 Fig. 1.

2) Ernst Fleischl, Ueber die Beschaffenheit des Axencylinders. Beiträge zur Anatomie u. Physiologie als Festgabe Carl Ludwig etc. gewidmet. Leipzig 1875, pag. LI. Taf. XI.

3) Onderzoek. etc. Derde Reeks. II. pag. 181 vlg.

stets in der Richtung der Querdurchmesser ausserordentlich viel mehr als in der Längsrichtung schrumpft. Nicht organisirte Coagula, von Eiweiss z. B., ziehen sich — freie Beweglichkeit als selbstverständlich vorausgesetzt — beim Schrumpfen in allen Richtungen gleichmässig zusammen, verjüngen sich einfach. Diess ist ja beiläufig einer der Gründe wesshalb die Contraction der Muskeln und Sehnen nicht auf Verkürzung eines Eiweissgerinnsels beruhen kann.

4) Vom Kern gilt das bereits Erwähnte. Er ist oft schwer in der ihn umhüllenden hellen, nicht immer deutlich körnigen sondern häufig fast wachsartig glänzenden protoplasmaartigen Substanz zu unterscheiden. Am ehesten fällt noch das Kernkörperchen, als kleines stark lichtbrechendes Kügelchen ins Auge. Die den Kern bergende, im Längsprofil spindelförmige protoplasmaartige Masse hat höchstens zwei bis drei Mal die Länge des Kerns. Jedenfalls ist sie über diese Entfernung hinaus nicht mehr zu erkennen. In querer Richtung umfasst sie wohl nie mehr, bei dicken Fasern aber häufig weniger als zwei Drittel des Faserumfangs. Nach innen stülpt sie die Markscheide, bei dicken Fasern bis höchstens etwa zur Achse der Faser, bei dünnen auch wohl noch weiter ein. Aussen geht die Schwannsche Scheide in — wenigstens bei den dickeren Fasern — gerader Flucht über ihr hinweg.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen komme ich zu meinem eigentlichen Gegenstande: der Frage, ob der Process des Absterbens sich wie der der Erregung im Nerven von Zelle auf Zelle fortzupflanzen vermag.

Folgendes sind nun, kurz zusammengefasst, die Ergebnisse meiner hierauf bezüglichen Untersuchungen.

Im durchschnittenen Nerven pflanzt sich ein Entartungsprocess von der verletzten Stelle aus — im centralen Stück in centripetaler, im peripherischen in centrifugaler

Richtung — innerhalb jeder Nervenfasern bis zur nächsten Ranvierschen Einschnürung fort. DIESE WIRD NIEMALS ÜBERSCHRITTEN.

Im centralen Stumpf beschränken sich die Entartungsvorgänge auf diesen rein örtlichen Process, sterben also nur die direct verwundeten Zellen ab 1). Im peripherischen aber tritt zu letzterem ein Entartungsprocess, welcher in der ganzen Länge des Nervenstammes anscheinend gleichzeitig anhebt, dessen Ursache demnach nicht in der mechanischen Verletzung als solcher, sondern in der durch diese gesetzten Aufhebung des Zusammenhangs mit dem Centrum (dies Wort im weitesten Sinne genommen) gesucht werden muss.

Wie man sieht kommt für unsere obige Frage wesentlich nur der erste der beiden genannten Processe in Betracht.

Er offenbart sich schon im Laufe des ersten Tages und hat wenige Tage nach der Operation, zu einer Zeit wo der zweite, allgemeine Regenerationsprocess im peripherischen Stumpf (beim Frosch) noch nicht merklich begonnen hat, bereits in einem ansehnlichen Theil der Fasern zur Zerstörung der verwundeten Zellen geführt. Schon aus diesem Grunde ist es leicht, beide Processe auseinander zu halten.

Um sich von den Hauptsachen zu überzeugen, braucht man dem entsprechend nicht länger als einen bis zwei Tage nach der Operation zu warten. Es ist zu dieser Zeit

1) Ich lasse hierbei die Atrophie ausser Acht, welche, falls es nicht zur Regeneration des Nerven kommt, nach mehreren Autoren allmählich in der ganzen Länge des centralen Stumpfes eintritt. Da sie sich in den ersten Monaten nach der Operation selbst bei Warmblütern noch nicht bemerklich macht, kann sie mit den im Text erwähnten Vorgängen nicht verwechselt werden.

auch ziemlich gleichgiltig ob man das centrale oder das periphere Wundende untersucht. Beide geben fast dieselben Bilder. Erst später treten die durch die allgemeine Entartung des peripherischen Stumpfes bedingten Verschiedenheiten auf. Zur Untersuchung genügt ein, von der Schnittfläche aus gerechnet, 2 mm. langes Stück des Nerven.

Was einem bei mikroskopischer Betrachtung eines solchen, in der oben angegebenen Weise behandelten und vorläufig in einige dünnere Bündel zerlegten Stückes zunächst auffällt, und zwar schon bei schwachen Vergrößerungen (40 bis 80 mal) auffällt, ist die bekannte Thatsache, dass der Nerv in nächster Nähe der Schnittfläche, in unserm Falle bis auf etwa $\frac{1}{3}$ mm. Entfernung von derselben, ein durchaus verändertes, entartetes Ansehen hat, von da an aber — so scheint es wenigstens — ziemlich plötzlich normal wird.

Nichts natürlicher zunächst als der Gedanke, diese Entartung sei ein unmittelbarer Ausdruck der mechanischen Wirkung des schneidenden Instrumentes, die Länge der entarteten Strecke somit gleich der Länge auf welche hin der quetschende Einfluss der Scheere sich im Nerven erstreckt habe.

Eine nähere Prüfung lehrt aber bald, dass die Dinge so einfach nicht liegen. Sieht man genauer zu, so fällt einem zunächst auf, dass manche Fasern bis fast unmittelbar an die Schnittfläche heran ganz normal erscheinen, während in anderen wiederum die Entartung sich auf sehr weite Entfernungen hin, beispielsweise bis auf 1—1½ mm. Abstand von der Wunde, ausgebreitet hat. Besonders auffällig sind diese Thatsachen, wenn man die Praeparate nur mässig in Osmiumsäure gefärbt hat. Die an die Wunde grenzende entartete Partie erscheint dann

bräunlich, im Gegensatz zu dem schwarz gefärbten normalen Theile und man sieht nun aus dem gesunden Theile schwarze Fasern an verschiedenen Stellen und verschieden weit in die bräunliche Partie hineinragen, einige bis fast unmittelbar zum Schnitttrande.

Genaue Betrachtung mit stärkeren Vergrößerungen (200 und mehr) und nach vorgängiger möglichst vollkommener Dissociirung der Fasern, giebt nun alsbald das unzweideutige Resultat, dass innerhalb der Mehrzahl der Fasern der Entartungsprocess sich genau bis zur nächsten Ranvierschen Einschnürung erstreckt; jenseits dieser beginnt plötzlich das normale Aussehen der Faser. — In manchen Fasern — deren nächste Ranviersche Einschnürung weit von der Schnittfläche liegt — erstreckt sich der Degenerationsvorgang noch nicht bis zur nächsten Zellgrenze: bei diesen geht dann der entartete ganz allmählich in den normalen Theil über. — In keiner einzigen Faser — gleichviel welches ihre Lage im Nervenstamm, ihre Dicke oder ihre sonstigen Eigenschaften seien — hat der Entartungsprocess die erstfolgende Ranviersche Einschnürung überschritten. Nur wenn die letztere sich in allernächster Nähe — in meinen Präparaten nicht weiter als etwa 0.1 mm. — von der Wundfläche befindet, somit ohne Zweifel direct gequetscht war, kann der Anschein solcher Grenzüberschreitung entstehen. Ich komme auf diese Fälle weiter unten zurück.

In den folgenden beiden Tabellen findet man nähere Belege zu dem Gesagten. Sie beziehen sich auf einen vor zwei Tagen durchschnittenen Ischiadicus vom Frosch. Alle Maasse sind in Mikren ($1 \mu = 0.001 \text{ mm.}$) angegeben.

TABELLE I.

Peripherischer Stumpf.

No. (im normalen Theile).	Dicke der Faser	Abstand der ersten Ranvierschen Einschnürung von der Wunde.	Länge der entarteten Strecke.	BEMERKUNGEN.
1	22	430	430	Bis ans Ende stark entartet.
2	20	220	220	" " " " " "
3	20	530	530	Von etwa 230 an mässig entartet.
4	20	950	950	" " 400 " sehr wenig entartet.
5	18	1250	1250	" " 750 " kaum merklich entartet.
6	17	1200	1200	" " 800 " " " "
7	17	720	720	" " 410 " sehr wenig entartet. "
8	17	750	700	Bis ans Ende degenerirt.
9	15	1000	1000	Von etwa 800 an sehr mässig "
10	13	430	430	Bis ans Ende degenerirt.
11	13	700	750	Von etwa 280 an sehr mässig "
12	13	580	580	" " 350 " " " "
13	12	700	700	" " 350 " " " "
14	12	800	800	Ganz entartet.
15	8	150	150	Von etwa 700 " " " "
16	8	800	800	Von etwa 700 " " " "
17	7	100	120	Von 100 bis 120 wiegequetscht.
18	5	140	140	Gänzlich entartet.
19	5	200	200	Von etwa 100 an sehr wenig entartet.
20	4	180	180	" " " " " " "

TABELLE II.

Centraler Stumpf.

1	20	80	80	Bis ans Ende stark entartet.
2	20	250	250	" " " " " "
3	20	800	800	Von etwa 200 an weniger auffallend entartet
4	18	700	700	" " 350 " " " "
5	18	1200	1200	" " 430 " " " "
6	17	480	480	In ganzer Länge entartet.
7	17	500	500	" " " " " "
8	17	1400	1200	Von etwa 1000 an weniger " "
9	13	660	660	In ganzer Länge entartet.
10	12	570	570	" " " " " "
11	12	730	380	Von etwa 300 an weniger " "
12	10	370	370	" " 100 " " " "
13	10	700	700	" " 400 " " " "
14	10	970	970	" " 300 " " " "
15	9	230	230	In ganzer Länge entartet.
16	8	250	250	" " " " " "
17	8	330	330	Von etwa 200 an weniger " "
18	8	600	600	" " 460 " " " "
19	7	430	430	In ganzer Länge entartet.
20	5	120	120	" " " " " "

Zur weiteren Erläuterung dienen die Abbildungen auf Taf. III, welche zugleich die anatomischen Veränderungen zeigen, in denen sich der von der Wunde aus in die Nervenfasern hinein fortschreitende Degenerationsprozess offenbart. — Fig. 1—4 sind dem peripherischen, Fig. 5 und 6 dem centralen Stumpf eines 48 Stunden zuvor durchschnittenen Ischiadicus entnommen, Fig. 7 und 8 einem 25 Tage alten peripherischen Stumpf, Fig. 9 einem 21 Tage und Fig. 10—13 einem 25 Tage alten centralen Stumpfe. In allen Figuren ist das dem Centrum zugekehrte Ende oben.

Man bemerkt sogleich an jeder Faser die charakteristische Ranviersche Einschnürung (R) und sieht, wie diese überall den entarteten von dem normalen Theil der Faser scharf abgrenzt. Besonders auffallend ist der plötzliche Uebergang vom Kranken zum Gesunden an den der Wunde sehr nahe liegenden Ranvierschen Einschnürungen (Fig. 1, 4, 6, 8, 11), caet. par. im Allgemeinen auch etwas auffälliger in den späteren Stadien (Fig. 7—13) als in den früheren (Fig. 1—6). Jede dieser beiden Thatsachen enthält einen Beweis dafür, dass der Degenerationsvorgang allmählich von der Durchschnittsstelle aus in die Nervenfasern hinein fortschreitet. Diess lehrt dann auch direct ein Blick auf jede Faser in der die Entartung noch nicht überall die gleiche Höhe erreicht hat (Fig. 3, 5, 7, 9, 12, 13). Je mehr man sich bei diesen von der Wunde aus der nächsten Ranvierschen Einschnürung nähert, desto normaler erscheint die Faser. Ganz normal wird ihr Aussehen diesseits der Zellgrenze fast niemals, es sei denn, dass man sehr kurze Zeit (nicht mehr als einige Stunden) nach der Durchschneidung, oder solche Fasern untersuche deren erste Ranviersche Einschnürung in sehr bedeutender Entfernung (1—2 m.m.) von der Wunde gelegen ist.

Übrigens wird man auch bei den letzteren meist schon 4—6 Tage nach der Operation, wo nicht früher, den Entartungsprocess, wenigstens in seinen Anfängen bis zur nächsten Zellgrenze vorgerückt finden. Er äussert sich dann oft nur darin dass die Markscheide weniger dunkel gefärbt ist und sich hie und da ein wenig von der Schwannschen Scheide zurückgezogen hat (s. auch Fig. 3, 5, 12).

Was näher die Erscheinungsweise der degenerativen Processe angeht, so muss man unterscheiden zwischen den Vorgängen an den direct gequetschten Stellen und denen die sich von hier aus in die Fasern hinein fortgepflanzt haben. Natürlich verläuft die Entartung an den ersteren Stellen im Allgemeinen schneller und unter etwas anderen Erscheinungen. Für ein richtiges Verständniss beider ist es nöthig die unmittelbaren Wirkungen der Quetschung nach Art und Umfang zuvor kennen zu lernen. In meinen Praeparaten erstreckte sich die Quetschung durchschnittlich auf etwa 180 μ jederseits von der Schnittfläche, in allen Fasern desselben Nerven gleichweit. Die Quetschung äussert sich in folgenden Erscheinungen, in deren Beschreibung ich nicht völlig mit Eichhorst¹⁾ übereinstimme.

Aus den Schnittenden der Fasern, welche spitz zulaufen, ist in einer Länge von etwa 30 μ von der Wunde an der Inhalt völlig oder nahezu völlig ausgedrückt, sie sind darum farblos oder doch nur schwach bräunlich. Von 30 μ bis etwa 130—150 μ von der Wunde erscheint der Faserinhalt ohne doppelte Contouren, als eine homogene wachsartige, dunkelbraune bis schwärzliche Masse, in welcher Axencylinder- und Markbestandtheile nicht ge-

1) Eichhorst, Ueber Nervendegeneration und Nervenregeneration. Archiv f. pathol. Anat. etc. 59ter Bd. 1874. pag. 7.

sondert mehr wahrzunehmen sind. Die Schwannsche Scheide pflegt dem Faserinhalt so dicht anzuliegen, dass sie sich als besondere Begrenzung nicht bemerklich macht. Von etwa 130—150 μ an treten allmählich die doppelten Umrisse der Markscheide und damit auch der Axencylinder wieder auf. Von 180 μ an zeigt die Faser durchaus normales Aussehen.

Untersucht man nicht unmittelbar sondern zwei oder mehr Tage nach der Operation, während also die Entartung bereits in vollem Gange ist, so zeigt sich dass zwar sehr viele Fasern in der ganzen Länge der gequetscht gewesenen Strecke (180 μ), ja über diese hinaus degenerirt sind, nicht wenige Fasern aber bis erheblich näher an die Schnittfläche heran völlig normal erscheinen. Wie unsere Tabellen (I. N°. 15, 17, 18, II. N°. 1, 20) und ebenso Fig. 1, 6, 8, 11, von Taf. III lehren, sind dies immer solche Fasern deren nächste Ranviersche Einschnürring innerhalb der gequetscht gewesenen Strecke gelegen ist. Hier ist offenbar der Theil der gequetschten Faserstrecke welcher zur nächsten nicht durchschnittenen Zelle gehörte wieder genesen. Die Genesung ist nicht immer vollständig: es kann auch wirkliche Entartung folgen, was wol einfach von der Heftigkeit und Ausdehnung der mechanischen Laesion abhängt. Vielleicht hängt der endliche Ausgang wesentlich davon ab ob die Schwannsche Scheide in ihrer Continuität erhalten blieb oder nicht. — Der Vorgang kommt übrigens im peripherischen wie im centralen Stumpfe vor.

Zellen die nicht nur gequetscht sondern auch durchschnitten sind, entarten, soviel ich gesehen, ausnahmslos 1).

1) Ich lasse hierbei ausser Betracht inwiefern sie etwa später namentlich im centralen Stumpf — sich wieder herstellen können.

Die Entartung tritt ein, auch wenn nur ein äusserst kleiner Theil der Zelle abgeschnitten ward. Auch scheint es ganz gleichgiltig zu sein ob der Zellkern mit entfernt wurde oder nicht. Ich habe ausdrücklich darauf geachtet ob etwa diejenigen Zellen deren Kern nicht weggeschnitten war, vor Entartung geschützt blieben oder doch langsamer als die anderen degenerirten. Es war mir aber nicht möglich einen Einfluss zu entdecken, auch nicht einen im umgekehrten Sinne.

In der Beschreibung des von der verletzten Partie aus in die angeschnittene Zelle hinein sich fortpflanzenden Degenerationsprocesses kann ich kurz sein. Die denselben bezeichnenden Veränderungen stimmen im Wesentlichen mit denjenigen überein, welche in der ganzen Länge des peripherischen Stumpfes infolge der Durchschneidung auftreten und durch zahlreiche Untersuchungen bereits bekannt sind. Folgendes sind die hauptsächlichen Punkte, wie sie sich besonders in den dicken Fasern leicht constataren lassen (vgl. auch Taf. III).

Zunächst zieht sich die Markscheide hier und da von der Schwann'schen Scheide zurück. Sie zerfällt hierdurch allmählich in unregelmässige Stücke von der Art der Schmidt-Lantermann'schen. Die zwischen Mark und Schwann'scher Membran entstehenden Räume sind mit heller, mitunter etwas körniger, in Carmin oder Pikrocarmin sich nicht oder kaum merklich färbender Substanz erfüllt. Die Markstücke, deren Ecken sich später mehr und mehr abzurunden pflegen und die auch sonst ihre Form noch mannichfach ändern können, spalten sich späterhin in unregelmässige kleinere Fragmente, in deren grösseren man noch Reste des Achsencylinders mit Carmin darstellen kann. Endlich zerfallen auch diese Fragmente in eine körnige Masse, in welcher sich vom

Achseneylinder durchaus nichts mehr unterscheiden lässt. Während dieser ganzen Veränderungen hat das Mark sein Reductionsvermögen mehr und mehr eingebüsst, wie aus der schwächer und schwächer werdenden Färbung durch Osmiumsäure hervorgeht. — Die total zerfallene Masse wird schliesslich resorbirt, wenigstens findet man später viel leere zusammengefallene Scheiden. Doch vergehen (beim Frosche) Monate, bis dieser Punkt auch nur bei einer beträchtlichen Zahl von Fasern erreicht ist. Auch in diesem Zustand höchster Entartung erweist sich jedesmal die jenseits der ersten Ranvier'schen Einschnürung beginnende Zelle (im centralen Stumpfe) normal. Die Nervenfasern endigen hier nun gleichsam mit natürlichen Querschnitten, ein Umstand, dessen Bedeutung und Verwerthung in electrophysiologischer Beziehung in einem nächsten Artikel zur Sprache kommen wird.

Die Kerne und das sie umgebende Protoplasma der Nervenfasern erleiden während der beschriebenen Vorgänge keine nennenswerthe Veränderung; insbesondere vermisste ich ausnahmslos, und noch nach Monaten, Zeichen einer Wucherung oder Theilung. Diess gilt nicht nur für die angeschnittenen Zellen, sondern für den ganzen peripherischen Stumpf. Ich muss mich demnach mit Vulpian's Schülern, Cossy und Déjerine 1), entschieden gegen Ranvier aussprechen, welcher die nach Durchschneidung im peripherischen Theil auftretenden Vorgänge als Zeichen nicht von Degeneration, sondern von „suractivité formatrice“ betrachtet und im

1) Cossy et Déjerine, Recherches sur la dégénéresc. des nerfs etc. Archiv de physiol. norm. et pathol. 2me Sér. T. II. 1875. p. 585. fig.

Anschluss an Claude Bernard's Lehren meint, dass der Einfluss des Nerven geradezu in einer Hemmung der nutritiven und formativen Thätigkeit der Nervenfasern bestehe 1). — Aus demselben Grunde muss ich ebenso entschieden und wiederum in Uebereinstimmung mit Cossy und Déjerine der Behauptung Ranviers widersprechen, dass der infolge der Durchschneidung hypertrophisch werdende Kern (nebst Protoplasma) den Achsencylinder gleichsam durchschneide, woraus sich dann das Aufhören der Leitungsfähigkeit des Nerven erklären soll. Von Kernhypertrophie habe ich eben nie etwas gesehen, und nicht bloss beim Frosch, sondern ebenso wenig beim Kaninchen und bei der Ratte, wo freilich meine Beobachtungen wenig zahlreich sind. Dass sie überhaupt nicht vorkomme, will ich damit natürlich nicht behaupten. Aber sie hat mit den Degenerationsvorgängen keinesfalls direct zu schaffen.

Bemerkenswerth ist, dass die Geschwindigkeit, mit der die geschilderten Processe verlaufen, in verschiedenen Fasern desselben Stammes, auch wenn diese sonst in Grösse, Lage etc. übereinstimmen, verschieden ist oder doch verschieden sein kann. Vielleicht entarten im peripherischen Stück die motorischen, im centralen die sensibeln Faserenden schneller.

So beweisen denn die vorliegenden Beobachtungen, dass der Process des Absterbens sich nicht wie der der Erregung von Zelle auf Zelle längs des Nerven fort-

1) Compt. rend. T. LXXV. 1872. p. 1835.

pflanzt, sondern an den Zellgrenzen ein Hinderniss findet. Worin diess Hinderniss näher gelegen sei, lässt sich mit völliger Gewissheit noch nicht sagen. Jedenfalls aber liefert die gefundene Thatsache einen neuen und sehr wichtigen Grund für die Meinung, dass an den Zellgrenzen eine Discontinuität des Axencylinders bestehe, somit auch die Uebertragung der Erregung von Zelle auf Zelle nach dem für andere animale Zellenketten von mir aufgestellten Princip, durch unmittelbaren Zellcontact, vermittelt werde.

Für das Bestehen einer solchen Discontinuität spricht noch weiter die oft von mir beobachtete Thatsache, dass beim Zerzupfen von Nervenfasern, die mit Nitras argenti behandelt waren, die Axencylinder häufig gerade an den Ranvier'schen Einschnürungen, Schwann'sche und Markscheide aber anderswo durchreissen. Man sieht den Axencylinder dann oft eine lange Strecke weit nackt aus den Scheiden hervorragen und erkennt an der charakteristischen tiefbraunen Färbung des freien Endes, dass die Lösung gerade auf der Höhe einer Ranvier'schen Einschnürung stattgefunden hat, während zugleich die durchaus regelmässige ebene Form der Endfläche, die wie durch einen senkrecht zur Faseraxe geführten scharfen Schnitt entstanden zu sein scheint, mit Entschiedenheit darauf weist, dass diese Endfläche als solche in der Faser präexistirte.

In mannichfacher Beziehung erscheint der Umstand bedeutungsvoll, dass die Erregung an den Zellengrenzen nicht dieselben Bedingungen für ihre Fortpflanzung findet, wie im Verlauf der einzelnen Zellen. Wenigstens auf einige Punkte will ich aufmerksam machen.

Die Vermuthung ist erlaubt, dass die Uebertragung der Erregung von einer Zelle auf die andere mehr Zeit

in Anspruch nehmen wird, als die Uebertragung von Querschnitt auf Querschnitt innerhalb derselben Zelle. Ja es könnte jemand behaupten wollen, nur der erstere Process erfordere Zeit, die Erregungsleitung innerhalb der Zellen aber geschehe mit unmessbarer Geschwindigkeit. Leicht lässt sich unter letzterer Voraussetzung die Zeit für die Uebertragung des Reizes von Zelle auf Zelle berechnen. Die mittlere Länge der Zellen (übertrieben) zu 2 Mm., die mittlere Leitungsgeschwindigkeit im Nervenstamme zu 30 Meter gesetzt, ergiebt sie sich zu 0.000066 Sec., was jedenfalls noch zu hoch ist. Aus dieser Zahl würde ein Einwurf gegen jene Behauptung nicht hergeleitet werden können. Sie muss äusserst klein sein, da der Nerv erfahrungsgemäss bei Einwirkung eines einzelnen Reizes entweder so gut wie augenblicklich, oder gar nicht in Erregung geräth. Freilich ist jene Voraussetzung aus anderen Gründen unerlaubt: einmal insofern sie in Streit ist mit dem, was wir vom Wesen der Nerventhätigkeit und insbesondere von der Trägheit der Nervenmolecüle wissen, dann auch wegen der offenbaren Analogie mit den Verhältnissen bei den quergestreiften Muskelfasern, in welchen die Erregung, ohne auf Zellgrenzen zu stossen, mit messbarer und selbst viel geringerer Geschwindigkeit fortschreitet. Immerhin aber bleibt die Möglichkeit bestehen, dass die Geschwindigkeit der Nervenleitung innerhalb der einzelnen Zellen ausserordentlich viel grösser ist, als man jetzt annimmt. Es wäre zu untersuchen, ob die mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nervenstamme eine Function der Länge der Nervenfasern ist.

Wie dem auch sei, soviel darf man jedenfalls behaupten, dass die Zellengrenzen in Bezug auf Leitung der Erregung kritische Punkte sind. Diess folgt ausser

aus unsern oben mitgetheilten Resultaten ganz im Besondern noch aus der von Ranvier experimentell bewiesenen, überdies schon aus den anatomischen Einrichtungen mit grosser Wahrscheinlichkeit herzuleitenden Thatsache, dass der Stoffaustausch zwischen Axencylinder und umgebender Ernährungsflüssigkeit gerade an den Zellgrenzen mit besonderer Leichtigkeit und Lebhaftigkeit stattfindet, also die Zellgrenzen in Bezug auf die Ernährung der Fasern kritische Punkte sind. Diess wird man zugeben müssen, wenn man auch wol nicht so weit gehen darf wie Ranvier, der einen Flüssigkeitsaustausch durch die Markscheide hindurch sogut wie völlig läugnet 1).

Aenderungen in der Zusammensetzung des Axencylinders, wie sie infolge der Thätigkeit des Nerven, namentlich bei Ermüdung, ohne Zweifel sich entwickeln, werden also demzufolge zwar am schnellsten an den Zellengrenzen wieder ausgeglichen, was jedenfalls vortheilhaft ist, da hier wegen der anzunehmenden Discontinuität des Axencylinders die Leitung am meisten gefährdet erscheint. Umgekehrt aber werden schädliche Aenderungen in der chemischen Zusammensetzung der umringenden Blut- und Lymphflüssigkeit am ehesten, und bei schwacher Einwirkung leicht ausschliesslich die Axencylinder an den Zellengrenzen afficiren. So würde dann der Fall eintreten können, dass die Leitung der Erregung an den Zellengrenzen unterbrochen wäre, ohne dass die Zellen doch im übrigen Verlauf ihrer Länge irgendwelchen Schaden gelitten hätten: sie könnten sehr wohl noch reizbar, noch leitungsfähig, noch im Besitz ihrer electromotorischen Fähigkeiten sein, aber weder

1) Archiv de physiol. norm. et pathol. 1872. p. 446.

Zuckung, noch Empfindung, noch negative Schwankung würden hiervon etwas verrathen können. Man sieht hieraus, wie vorsichtig man sein muss in der Beurtheilung solcher Fälle, wo völlig gelähmte Nerven doch noch den ruhenden Nervenstrom in voller Kraft und Gesetzmässigkeit, von der negativen Schwankung aber nichts mehr zeigen. Man wird sich hüten aus derartigen Fällen zu folgern, dass das Vermögen, den ruhenden Nervenstrom zu zeigen, nicht charakteristisch für den lebendigen, reizbaren Zustand des Nerven und nicht nothwendig mit der Fähigkeit, die der negativen Schwankung zu Grunde liegende Veränderung zu erleiden, verbunden sei. Fälle wie der erwähnte sind nicht selten. Sie können sich u. u. bei starker Curarevergiftung entwickeln.

Man sieht weiter, dass das mittlere Leitungsvermögen einer gegebenen, über mehrere Zellenlängen sich ausdehnenden Nervenfaserstrecke im Allgemeinen um so schneller und stärker veränderlich sein muss, je mehr Zellen, also je mehr kritische Punkte die Strecke enthält. Verhältnissmässig ausserordentlich dicht aufeinander folgen sich die kritischen Punkte u. a. in den peripherischsten Strecken der motorischen Nerven. Auf diesem Umstande beruht es wohl wesentlich mit, dass Curare die intramuskulären Nervenäste so viel früher und stärker angreift als die Nervenstämme.

Es ist ferner klar, dass unter Umständen auch die absolute Zahl der Zellengrenzen, welche die Erregung passiren muss, von deutlichem Einfluss auf die Grösse des zu beobachtenden Erfolges sein wird. So wird, wenn die Axencylinder an den Zellgrenzen durch einen vom Blut ausgehenden Einfluss — etwa ein Gift — gelitten haben, die Erregung um so mehr geschwächt am En-

dorgan anlangen, in je weiterer Entfernung von letzterem man gereizt hatte. Es wird also in diesem Falle die Wirkung der Schädlichkeit in einer vom Centrum nach dem Endorgan zu fortschreitenden Erregbarkeitsabnahme zu bestehen scheinen, während doch in Wirklichkeit vielleicht überall längs des Nerven mit Ausnahme der kritischen Stellen gleiche, und dabei vielleicht nicht einmal geschwächte Erregbarkeit, oder gar in der Nähe des Endorgans die niederste Erregbarkeit besteht. — Umgekehrt wird, bei Wiederbeseitigung der Schädlichkeit vom Blut her, der falsche Schein entstehen müssen, als ob die örtliche Erregbarkeit sich in entgegengesetzter Richtung, von der Peripherie nach dem Centrum zu, fortschreitend wieder herstelle.

Nicht unwahrscheinlich ist es, dass auch die nach Aufhebung der Circulation zu beobachtende, scheinbar nach dem Endorgan hin fortschreitende Erregbarkeitsabnahme wesentlich mit auf der allmählichen Verschlechterung, ihre Wiederherstellung nach Wiederherstellung der Blutzufuhr auf allmählicher Verbesserung der Leitung, speciell des Contacts der Axencylinder, an den Zellgrenzen beruht. Haben doch sehr viele, wahrscheinlich alle anderen im Leben durch Contact verbundenen animalen Zellen das Streben, sich beim Absterben, wie es unter solchen Bedingungen eintritt, von einander zu isoliren. So würde dann auch die öfter von mir beobachtete Thatsache nichts Befremdendes mehr haben, dass Nerven, welche infolge Aufhebung der Circulation im Absterben begriffen sind, an den scheinbar nicht mehr erregbaren Stellen noch im Vollbesitz ihrer electromotorischen Kräfte, ja stärker wirksam sind als im normalen Zustand.

ERKLÄRUNG ZU TAFEL III.

Alle Figuren sind bei 300maliger Vergrößerung gezeichnet.

R — Ranvier'sche Einschnürung.

Bei x ist in der Zeichnung ein Stück Nervenfasern weggelassen, dessen Länge für Fig. 2 = $\frac{1}{3}$ Mm., für Fig. 9 und 13 = $\frac{1}{10}$ Mm. betrug.

Näheres über die einzelnen Figuren s. im Text.



BIJDRAGE

TOT DE

BIOLOGIE DER INFUSORIA,

DOOR

J. VAN REES.

Door het *Amsterdamsche Athenaeum Illustre* werd tegen 1 Okt. 1876 een prijsvraag uitgeschreven, waarin naar aanleiding van de uitkomsten van Prof. Engelmann's 1) onderzoekingen over ontwikkeling en voortplanting van Infusoria „een voortgezet onderzoek in die rigting gevraagd werd, vooral met het oog op het conjugatie-proces en zijne gevolgen.”

De volgende bladzijden bevatten in hoofdzaak een gedeelte van het antwoord door mij op die prijsvraag ingezonden. Bovendien zijn nog enkele later door mij waargenomen feiten ter sprake gebracht.

De resultaten waartoe ik in dit geschrift kwam, zijn op vele punten zeer fragmentarisch; dit zal met het oog op den beperkten tijd, die mij gegeven was, wel niemand verwonderen, die zich ooit met een onderzoek naar conjugatie-toestanden van Infusoriën heeft bezig gehouden. Geheel buiten machte deze toestanden kunstmatig te

1) Over ontwikkeling en voortplanting van Infusoria. Onderz. Physiol. Laborat. Derde Reeks. D. III. 1875. blz. 99. Pl. V.

voorschijn te roepen, is men genoodzaakt te wachten, tot ze zich misschien te eeniger tijd zullen voordoen, en men mag tevreden zijn, indien men, zoo als bij mij het geval is geweest, in een jaar tijds eenige weinige leerrijke conjugatie-epidemiën aantreft.

Dat ik tot de publicatie besloot, vindt zijn verklaring in de omstandigheid, dat het mij in de eerst volgende jaren wel niet mogelijk zal zijn, deze resultaten te completeeren.

De onderzoekingen zijn in het Physiologisch Laboratorium te Utrecht gedaan. Het materiaal leverde mij het water van den Singel bij dat Laboratorium en dat van een sloot in de nabijheid daarvan.

Voor waarnemingen gedurende meerdere dagen aan dezelfde individu's voortgezet, vond ik een voortreffelijk hulpmiddel in de vochtige kamer van Prof. Engelmann; in gunstige gevallen bleven de daarin geplaatste voorwerpen twee tot drie weken geheel normaal, nogtans verschilde deze termijn al naar de soorten.

De aanwezigheid van snel groeiende Algen of kiemende zwermsporen van dezen, bv van *Oedogonium*, in den droppel, bleek mij hierbij niet zonder gunstig resultaat te zijn.

In vele gevallen echter, met name wanneer men door reagentia de veranderingen der kern, tijdens verschillende processen tracht na te gaan, is het gebruik van een gewoon objektglas verkieslijker, door de meerdere ruimte waarover men dan bij het aanwenden van een groot dekglasje kan beschikken, en de grootere gemakkelijheid, waarmee men de reagentia aan het praeparaat kan toevoegen.

Nog een enkel woord over die reagentia. Het is opmerkelijk, dat deze niet voor alle groepen van Infusoriën dezelfde uitkomsten opleveren, maar dat voor bepaalde

groepen ook bepaalde reagentia vereischt worden om het gunstigste effect te verkrijgen.

Acid. acetic. werd het meest gebruikt; o. a. is het voor Vorticellinen vrij voldoende. Bij *Euplotes* en verwanten gaf een 30 proc. oplossing van glycerine met een paar proc. absoluten alcohol een zeer duidelijk beeld van nucleus en nucleolus.

Osmiumzuur van een half tot één proc. deed in vele gevallen voortreffelijke beelden ontstaan, vaak niet alleen van de nucleusachtige deelen, maar ook van lichaamsvorm en trilhaarstelsels. Dit reagens moet zoo snel mogelijk met den te onderzoeken droppel gemengd worden, wil men geen gevaar loopen, dat de structuur der Infusoriën verloren gaat. Men kan nu aan het praeparaat nog acid. acetic. toevoegen of een neutraal gemaakte oplossing van karmijn in ammoniak, beide echter eerst na ten minste 10 tot 20 min.; onmiddellijk bijgevoegd verhinderen deze reagentia de verhardende werking van het Osmiumzuur en de objecten worden onbruikbaar.

Voor al bij de genoemde kleuring door karmijn treden bij de Oxytrichinen nucleus en nucleolus uiterst fraai te voorschijn; ze worden intensief rood gekleurd, in tegenstelling van het aanvankelijk bijna ongekleurd blijvende endoplasma.

Dit geldt evenwel voornamelijk van gewone individu's. Veel minder bevredigend is de werking wanneer men met conjugatie-toestanden te doen heeft; individu's met een „*placenta*” verkrijgen eene meer algemeene kleuring dan de anderen; de verklaring van hetgeen men aan gekleurde bollen waarneemt, wordt daardoor zeer bemoeielijkt.

Na langdurige inwerking van genoemde reagentia lost zich soms de nucleus-zelfstandigheid op, terwijl dan de

donker gekleurde bolletjes of blaasjes die dikwijls bij Oxytrichinen in den nucleus voorkomen, uiteen treden en zich door het lichaam verspreiden.

In de eerste plaats zal ik de door mij waargenomen conjugatie-verschijnselen bespreken; in de tweede plaats eenige belangrijke gevallen van parasitisme of pseudo-embryonaalvorming.

I OVER CONJUGATIE-VERSCIJNSELEN.

Een methode om conjugatie-epidemiën in 't leven te roepen heb ik niet kunnen ontdekken, hierin al even weinig gelukkig zijnde als vorige onderzoekers. Wat de aanwijzingen van Everts 1) hierover aangaat, daaromtrent ben ik het geheel eens met Bütschli 2), ze zijn even onbevredigend als alle anderen; waarschijnlijk heeft eerstgenoemde zich door een eenige malen herhaald slagen laten verleiden. Ook gedurende mijn onderzoek kwam het meermalen voor, dat een tijd lang de eene of andere behandeling tot conjugatie-verschijnselen aanleiding gaf. Zoo is in de vochtige kamer herhaaldelijk eene epidemie in een druppel ontstaan, lang vóór of zelfs zonder dat dit in den bak, waaruit deze was genomen, het geval was. Eenmaal zelfs, na eene herhaalde verdeling, greep deze epidemie bijna alle aanwezige soorten

1) E. Everts, Untersuchungen an *Vorticella nebulifera*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXIII. 1873.

2) O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien, Abh. d. Senckenb. naturf. Gesellsch. X Bd. 1876. blz. 56.

als met woede aan, zoodat in een' zelfden druppel naast elkander *Vorticella microstoma*, *Oxytricha fallax*, *Euplotes Charon* en *Chilodon Cucullulus* met elkander wedijverden in het aantal geconjugeerde exemplaren; alleen de eveneens aanwezige *Opercularia infusionum* en de zwermende *Vorticella Campanula* bleven ongeconjugoord.

Volgens de leer van Bütschli, die (l. c. pag. 58) eene afwisseling tusschen „Epochen der Theilung und der Conjugation” als „eine regelmässige Erscheinung” beschouwt, zou de genoemde werking in de vochtige kamer eenvoudig daarin moeten bestaan, dat door de veranderde omstandigheden de „Epoche der Theilung” verkort werd.

En toch bleek ook weer de vochtige kamer alleen bij Infusoriën in een *bepaalden toestand* dit effect te weeg te brengen; in de meeste gevallen bleef het te eenen male uit, al waren bij voortdurende verdeeling honderden individu's van eenige soorten in den druppel aanwezig.

Even onbestendige resultaten leverden kunstmatige infusies; onder bepaalde omstandigheden bleef echter ook hier het gewenschte effect niet uit; indien zich nl. in een bak die weldra opgedroogd zou zijn, conjugatie voerde, 't *geen misschien van de tienmaal ééns het geval was*, kon men er op rekenen, ook in de infusie deze te ontmoeten. Door een bak, die eenige planten-resten bevatte en waarin ik telkens een weinig water deed, om den anderen dag te laten opdroogen, gelukte het mij in Juli 2 tot 3 weken lang eene spaarzame conjugatie-epidemie van *Stylonychia pustulata* te onderhouden, echter te spaarzaam voor een grondig onderzoek.

Van de weinige soorten waarvan ik conjugatie-toestanden heb aangetroffen, leverde *Carchesium polypinum* mij

de beste gelegenheid tot onderzoek. Driemaal, in Maart, in Mei en in Oktober, trof ik eene conjugatie-epidemie aan. De eerste, die niet zeer algemeen was, ontwikkelde zich in een vat waarin eenige weken te voren slootwater was verzameld; de tweede trof ik gedurende een week in den Singel aan, waarbij het overbrengen van het water uit den Singel in het vertrek telkens de verschijnselen veel sneller deed verlopen dan in den Singel zelve het geval was; waarschijnlijk was dit toe te schrijven aan de hoogere temperatuur waarin de dieren van nu af leefden. Ook de epidemie van Oktober ontwikkelde zich in den Singel; doch terwijl die van Maart en Mei uitkomsten opleverden, die zoowel onderling, als met de door Prof. Engelmann 1) bij epidemiën van *Vorticella microstoma* en *Epistylis plicatilis* waargenomen feiten in overeenstemming waren, werden gedurende de epidemie in Oktober ten deele andere resultaten verkregen.

Het meeste materiaal leverde de epidemie van Mei; dagen lang werden aan de uit den Singel genomen stokken 50 tot 60 proc. der individu's in conjugatie aange troffen en tijdens het maximum der epidemie mogen misschien nauwelijks eenige procenten aan de conjugatie ontgaan zijn. *Trachelius Ovum* kwam in groot aantal tusschen de stokken voor.

Mikrogonidiën vormden zich in rozetten van vier individu's geheel op de wijze, die Engelmann van *Epistylis plicatilis* beschrijft (l. c. blz. 174).

De plaats, waar zich deze mikrogonidiën na eenigen tijd zwermens ten slotte op de groote individu's fixeerden, was bij deze epidemie meestal aanmerkelijk lager dan Engelmann bij *Epistylis plicatilis* waarnam, meer

1) L. c. blz. 168.

overeenkomend met die plaats bij *Vorticella microstoma*; bij de breedste communicatie dikwijls tot aan den steel reikende (zie de fig. 1, 2, 3, 4, 5).

Toch is deze plaats niet constant voor alle epidemiën; alle teekeningen, die ik van de in Maart waargenomen epidemie bezit, toonen een veel hoogere plaatsing van het mikrogonidium aan, ongeveer ter halver hoogte van het groote individu of iets daar beneden; ook in Oktober was deze plaatsing de meest voorkomende (fig. 6).

Enkele malen slechts trof ik twee of drie mikrogonidiën op eenzelfde individu vastgehecht aan. Een eigenaardig verschijnsel, dat ik hierbij hoogst zelden heb waargenomen, was, dat het tweede mikrogonidium zich niet *naast* maar *op* het eerste, tamelijk ver van 't groote individu vasthechtte, en dan zich verder geheel gedroeg, alsof het zich werkelijk op dit laatste had gefixeerd (fig. 5). Slechts driemaal heb ik deze error loci waargenomen bij de duizende exemplaren, die ik onderzocht heb. Het komt dus waarschijnlijk hoogst zelden voor.

Van een nucleolus kon ik, in overeenstemming met hetgeen Engelman n bij de verwante soorten waarnam, noch aan het levende, noch aan het met bovengenoemde reagentia behandelde individu iets ontdekken. Toch heb ik mij hieromtrent bijzonder veel moeite getroost, vooral omdat door Balbiani, vóór het begin van mijn onderzoek, dit orgaan en de veranderingen er van, gedurende de conjugatie van *Carchesium polypinum* nauwkeurig werden beschreven.

Toen kort daarna ook Bütschli, eveneens bij *Carchesium polypinum* en ook bij *Vorticella Campanula*, een nucleolus gedurende de conjugatie waarnam en in het algemeen over den eigenaardigen bouw, dien de zich verdeelende nucleolus volgens hem bij iedere conjugatie

aanneemt (Kernspindel) — een bouw dien hij met de zich verdeelende echte celkern gemeen heeft 1) — en over de verdere ontwikkeling der nucleoli zeer uitvoerige mededeelingen publiceerde, heb ik al mijn eigene praeparaten, die ik met het oog op de studie van dit onderwerp verzameld en in glycerine bewaard had, nog eens nauwkeurig onderzocht, hopende wellicht nog iets te zullen vinden aangaande deze door hem zoo duidelijk waargenomen lichamen. Bij alle mikrogonidiën, waarover ik in tamelijk groot aantal beschikken kon, bleef dit te eenenmale vruchteloos: noch een nucleolus noch een deelingsprodukt er van was te zien. Bij duizende groote individu's, die ik doorzocht, vond ik slechts éénmaal iets, dat mij aan een' „Kernspindel" deed denken, nl. een eenigszins ovaal lichaam, iets grooter dan de kernfragmenten, met een schijn van overlangsche streeping. De beteekenis van dit lichaam bleef mij evenwel in de hoogste mate twijfelachtig.

Ik heb geen reden om aan te nemen, dat Balbiani (want ook deze zag de „Kernspindeln", daaraan echter een gansch andere beteekenis hechtend) en Bütschli zich zouden vergist hebben in de waarneming der bedoelde lichamen, te minder omdat ik gedurende de epidemie van Oktober inderdaad hun resultaat, in zoover het de aanwezigheid van zoodanigen nucleolus betreft,

1) Men vergelijke hieromtrent:

L. Auerbach, *Organologische Studien*, II. Heft. Breslau 1874.

O. Hertwig, *Beiträge zur Kenntniz der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies*. *Morpholog. Jahrb.*, herausgeg. v. Gegenbaur, I. blz. 347—434. 1875.

O. Bütschli, l. c. blz. 1—50. 1876.

Strassburger, *Ueber Zellbildung und Zelltheilung*. Jena. 1876

bevestigen kon. Zonder moeite was toen, zoowel in het gewone, als in *die* geconjugeerde individu's (makrogonidium *en* mikrogonidium) wier nucleus nog niet in kleine fragmenten was uiteengevallen, een nucleolus te zien ¹). In ieder individu kwam er slechts één voor, die zich als een nagenoeg sphaerisch, homogeen lichaampje van ongeveer 0.004 mm. middellijn vertoonde. Na toevoeging van azijnzuur kwam hij aanvankelijk voor eenigen tijd veel duidelijker te voorschijn, en bleef nu ook aan de in glycerine bewaarde praeparaten zichtbaar. In de gewone individu's en de makrogonidiën lag hij steeds in de achterste helft van het lichaam naast den nucleus, en wel ongeveer op een vierde tot vijfde der lengte van het achtereinde daarvan. De verdeeling en ontwikkeling van den nucleolus tot de karakteristieke „Kernspindeln” heb ik niet kunnen volgen. Slechts in één geval vond ik in een reeds met een mikrogonidium gedeeltelijk versmolten makrogonidium een langwerpig bleek lichaam, waarin flauwe overlangsche streepen, in het midden verdikt (Kernplatte), waren te onderscheiden; dit zal dus wel een Kernspindel geweest zijn (fig. 6). Nadat de splitsing der nuclei in kleine fragmenten had plaats gehad, kon ik de nucleoli niet met zekerheid terugvinden.

Uit het gezegde blijkt, dat ik ook niet in staat ben over de rol, die de nucleolus gedurende het verder verloop der conjugatie speelt, iets mede te deelen. Ik heb slechts het resultaat van Engelmann bevestigd gezien, dat de nuclei gedurende het ineensmelten der beide individu's zich in talrijke fragmenten splitsen, welke zich onderling vermengen, en dat hierop na eenige

1) Gaarne constateer ik de juistheid dier waarnemingen.

Engelmann.

dagen de reconstructie van een gewonen bandvormigen nucleus plaatsgrijpt. Over deze verschijnselen dien ik iets nader uit te wijden.

Aangaande het uiteenvallen der nuclei heb ik opgemerkt, dat dit niet steeds gelijktijdig in het mikro- en makrogonidium plaats heeft. Soms was de kern van het mikrogonidium reeds in talrijke fragmenten gesplitst, terwijl die van het makrogonidium nog slechts een begin van het proces vertoonde. Het tegenovergestelde geval herinner ik mij niet te hebben waargenomen. In het mikrogonidium lagen de fragmenten aanvankelijk in de oppervlakkigste laag van het endoplasma en wel voornamelijk in de voorste lichaamshelft, waar ze als tot een soort van kap gerangschikt waren. Na inwerking van reagentia was deze regelmatige plaatsing dikwijls minder duidelijk te zien. Later, wanneer de inhoud van het mikrogonidium in het makrogonidium begint overtetreden, vullen de fragmenten de lichaamsholte van het kleinere individu geheel en al aan. De bolletjes hadden dan ongeveer de grootte van 0.003 mm. Wat de groote individu's aangaat, nam ik de overlangsche splitsing van nucleus of nucleus-stukken, die Engelmänn bij *Epistylis plicatilis* beschrijft en afbeeldt (l. c. Pl. VI. fig. 12), hoogst zelden waar (zie fig. 2 en 5); ook trof ik beelden aan, waar zulk een splitsing nauwelijks mogelijk was geweest (fig. 4) in dat vroege stadium, waarin Engelmänn het waarnam. In elk geval moet deze splitsing bijzonder snel plaats hebben.

Het aantal bollen, dat ten slotte na herhaalde verdeeling gevonden werd, was zoowel in 't groote individu als in het mikrogonidium zeer veel grooter dan bij *Epistylis plicatilis* het geval was. Terwijl Engelmänn in zijne fig. 14 in het mikrogonidium 11 bollen teekent, en een maximum van 18 aangeeft (l. c. blz. 175), bedroeg dit

laatste bij *Carchesium polypinum* minstens 30 tot 40, en na totale samensmelting van mikro- met makrogonidium zag ik het lichaam bijna geheel en al met bollen gevuld, wellicht ten getale van 80 tot 100, terwijl bij *Epistylis* 40 tot 50 voorkwamen (ibid.).

Wat het verdere lot van het mikrogonidium en zijn inhoud betreft, hierin stemt *Carchesium polypinum* geheel overeen met andere Vorticellinen, waarvan dit beschreven werd, zoodat het overbodig is hierover verder te spreken; alleen is het mij opgevallen, dat bij het levend objekt, kort na het fixeeren van het mikrogonidium, bijna altijd een klein bolletje, aan de peristoom-opening van dit laatste gehecht, te zien was, dat nu eens spoedig, dan eerst na begin der verschrompeling van de cuticula, werd afgestooten; soms ook werden één of meer zoodanige bolletjes aan de oppervlakte van het mikrogonidium zittend waargenomen; na inwerking van reagentia waren ze bijna altijd verdwenen. Reeds Stein spreekt van deze bolletjes; waarschijnlijk zijn ze van de zoogenaamde sarkodedruppels in wezen niet verschillend.

Van het oogenblik af, dat de kernfragmenten van het kleine en het groote individu, na het volledig versmelten van deze beiden, zich vermengd hebben, nemen zij in korten tijd zeer veel in lichtbrekend vermogen af; ze vertoonen zich dan als bleeke, waterachtige, doorschijnende lichamen. Ongetwijfeld is dit het gevolg van het opnemen van vocht uit het omringend endoplasma. Dit eigenaardig aanzien, hetwelk trouwens bij conjugatie-toestanden van alle onderzochte Vorticellinen aan de zich splitsende of verdeelende kern wordt waargenomen, bleef vrij lang, tot kort voor de geheele reconstructie van de kern, bestaan.

Ook wat dit laatste proces aangaat, stemmen de ver-

schijnselen, bij *Carchesium polypinum* gevonden, geheel met die bij *Epistylis plicatilis* en *Vorticella microstoma* overeen; en even als daar, veroorloven ook hier de weinige beelden van vergevorderde kernreconstructie, die men in een rijken druppel vindt, den gang van dit proces in 't kort aldus aan te geven: aanvankelijk, na één of twee dagen, heeft er een langzame vergrooting der bollen plaats (versmelting, of groei met oplossing van enkelen?). Deze neemt gaandeweg in snelheid toe, terwijl het zich aan-eenvoegen der aldus ontstane grootere stukken tot één enkelen nucleus in een uiterst korten tijd geschiedt.

Bij individu's in 't eerste dezer stadiën ontmoette ik eenige malen toestanden, waar 4 of 5 bollen zich door meerdere grootte en door samengekrompen inhoud van de overigen onderscheidden (fig. 8). Zij deden zich als tamelijk donkere onregelmatig bolvormige massa's voor, op vrij grooten afstand door een wand omgeven. Deze bollen zijn waarschijnlijk identisch met de door Engelmann bij *Vorticella microstoma* beschrevene, die zich door meerdere grootte van de anderen onderscheidden, en na de inwerking van acid. acetic. een dubbelen contour vertoonden (l. c. Pl. VI. fig. 5—8), en die hij voor de zoogenaamde „kiembollen" van Stein verklaart; zonder twijfel zijn zij dezelfde als die welke Bütschli in zijne hout-sneden d, e en g. (blz. 234) afbeeldt.

Beelden met zulk een dubbelen contour als die van Engelmann nam ik nooit waar na de behandeling met een reagens, wèl eenmaal bij een levend objekt, dat mij niet geheel normaal toescheen, juist wegens de duidelijkheid waarmede de kernstukken te onderscheiden waren; doch hier vertoonden alle bollen zulk een dubbelen omtrek, wanneer ze niet te klein waren, dan dat deze kon worden onderscheiden. (Zie fig. 7).

Het volgend stadium vertoonde kernstukken van alle mogelijke grootte en vorm dooreengemengd; bij velen kon men aan de insnoering in hun midden de samenvoeging van twee bollen nog waarnemen, even als dit bij *Vorticella microstoma* het geval was (Engelmann, l. c. blz. 172). Naast hen bevonden zich nog steeds kleinere bollen, die echter reeds in aantal aanmerkelijk begonnen af te nemen. De objekten, die zoodanige beelden vertoonden, waren echter reeds zeldzamer dan die, waar enkel deze kleinere bollen voorkwamen. Fig. 9 geeft van dit stadium een voorbeeld.

De laatste periode, waarin ten slotte de grootere kernstukken zich tot den normalen nucleus samenvoegen, is wegens haar uiterst korten duur slechts zelden te fixeeren; of beter: men mag tot dezen uiterst korten duur besluiten uit het buitengewoon gering aantal individu's, dat men in dit stadium aantreft in een druppel, waarin talrijke objekten met een uiteengevallen nucleus naast talrijke anderen met een reeds gereconstrueerden voorkomen. (Indien de epidemie zoo hevig is als in dit besproken geval, mag men wel aannemen, dat in zulk een druppel de individu's met normalen nucleus *ten minste* voor een groot gedeelte werkelijk uit de conjugatie voortgekomen zijn).

Slechts zeldzaam waren de gevallen, waarin ik door een beeld dit stadium met volkomen zekerheid gerepresenteerd zag. Drie zulke beelden zijn in de fig. 10, 11 en 12 weêrgeven. Het laatste dezer beiden doet eenige nucleusstukken zien, welke op zulke wijze gerangschikt zijn, dat ze zich slechts behoeven samen te voegen, om een nagenoeg normalen nucleus te vormen 1). Fig. 11

1) Eene zoodanige rangschikking kwam nu en dan reeds voor bij individu's, waar alle bolletjes nog veel kleiner waren.

vertoont één lang nucleusstuk, dat sporen draagt, nog niet lang geleden uit 3 of 4 bollen te zijn opgebouwd, en drie kortere, op eenigen afstand daarvan gelegen; van kleinere bollen kon ik bij het objekt niets waarnemen; fig. 10 vertoont ongeveer hetzelfde.

De vorm, dien ten slotte de geheel gereconstrueerde nucleus vertoonde, week, in overeenstemming met 't geen Engelmann vond, in hoofdzaak niet van den gewonen af. Misschien was hij aanvankelijk alleen nog een weinig volumineuser.

Uit het hier geschetste blijkt alzoo, dat het proces, 't welk zich ten gevolge van de conjugatie van *Carchesium polypinum* gedurende de epidemiën van Maart en Mei ontwikkelde zich in geen enkel hoofdmoment van dat bij *Epistylis* en *Vorticella*, door Engelmann beschreven, onderscheidde.

De wijze waarop volgens Bütschli uit de kernfragmenten zich weêr de normale kern ontwikkelde, was eene gansch andere dan die door Engelmann is beschreven. Bütschli heeft nog wel geene verklaring gevonden van alle door hem waargenomene beelden, maar de meest gewone gang der verschijnselen was volgens hem deze, dat zich eenigen tijd na de versmelting van mikro- en makrogonidium twee soorten van bollen vertoonden, kleine matte donkere in groot getal, en grootere lichtere, bij welke zich na behandeling met acid. acetic. van 1 proc. een donker hulsel van een donkeren inhoud aflichtte, ten getale van 15 (*Carchesium polypinum*) of 7 (*Vorticella nebulifera*). Deze zouden met eenige waarschijnlijkheid van den nucleolus van het mikrogonidium af te leiden zijn.

Dit aantal bleef slechts korten tijd bestaan, daar zich reeds spoedig de objecten verdeelden, en wel zoolang, tot

dat zich in elk naast eenige der kleinere een enkele grootere bol bevondt, die gedurende deze verdeeling dan reeds in omvang was toegenomen en langzamerhand de eigenschappen van den gewonen nucleus aangenomen had. De kleinere bolletjes, die door Bütschli uitsluitend nucleusfragmenten genoemd worden, zouden dan waarschijnlijk worden uitgestooten.

Zoowel de afbeeldingen als de beschrijving van het waargenomene pleiten voor de juistheid van deze opvatting; mocht zij zich door latere waarnemingen bevestigd zien, zoo zou een groote verscheidenheid in het verloop van het conjugatie-proces der Vorticellinen niet te miskennen zijn. Daargelaten vooreerst het al of niet aanwezig zijn van een nucleolus, is de gang van het proces, dat tot het ontstaan van een nieuwen nucleus leidt, in het oog springend verschillend; de lichamen met donkeren inhoud en donker afstaand omhulsel (fig. 8), die mij van secundair belang schenen te zijn voor het ontstaan van den nieuwen nucleus, speelden bij Bütschli's epidemie een voorname rol, immers hij leidt den nucleus onmiddellijk uit één zoodanig lichaam af, na een herhaalde verdeeling van het objekt; en wat de *verdeeling* zelve betreft, valt het in het oog, dat deze, voor Bütschli's interpretatie *bepaald vereischt wordt*, tot verklaring van de afname van het aantal genoemde lichamen, die tot nuclei uit zullen groeien; bij de epidemiën die ik waarnam daarentegen, kwam eene verdeeling vóór de reconstructie van den nucleus nooit voor. O. a. had ik eenmaal honderde individu's in eene vochtige kamer vereenigd, waarvan stellig 95 tot 99 proc. in conjugatie waren. Na 1 tot 2 dagen hadden allen hunne oude stelen verlaten, en zich in groepen op nieuw vastgezet; na 5 dagen toonde acid. acetic. bij allen zonder onderscheid een normalen nucleus, zonder dat er

in dezen droppel een enkele verdeeling had plaats gehad. Echter maakten *nu* eenige individu's, nog op korte stelen, daarmede juist een aanvang; doch ook van deze was de nucleus reeds normaal. Evenwel wil ik geenszins ontkennen dat er bij andere objecten, ook vóór de geheele reconstructie van den nucleus, verdeeling kon hebben plaats gehad; Engelmann nam dit bij *Vorticella microstoma* waar (l. c. blz. 132); maar in de laatste gevallen was deze niet noodzakelijk.

Dit verschil nu is te sprekender, omdat hier immers de mogelijkheid buitengesloten is, dat het aan slechte duiding of onvolledige waarneming aan een van beide zijden kan worden toegeschreven.

Wat den nucleolus aangaat, deze schijnt ook buiten de conjugatie niet constant voorhanden te zijn. Bij Vorticellinen o. a. stemmen de opgaven van verschillende onderzoekers hieromtrent al heel weinig overeen; Stein zag den nucleolus nimmer; Balbiani 1) daarentegen bij vijf soorten (*Epistylis digitalis*, *grandis* *Opercularia nutans*, *Carchesium polypinum* en *Cothurnia imberbis*). Engelmann 2) verklaart hem bij vier soorten (*Epistylis digitalis*, *flavicans* [= *grandis* Balb.?], *Carchesium polypinum* en *Vorticella nebulifera*) afwisselend nu eens wel dan niet te hebben aangetroffen, terwijl hij in 't algemeen het voorkomen er van voor zeldzaam houdt; Bütschli 3) zag den nucleus regelmatig bij alle onderzochte Vorticellinen; hij verwondert zich dat dit bij andere onderzoekers niet evenzoo het geval was. Ik zelf heb bij

1) G. Balbiani, Recherches sur les Phénomènes sexuels chez les Infusoires. 1861. blz. 40.

2) L. c. blz. 181. Noot 2.

3) L. c. blz. 235. Noot.

Epistylis digitalis den nucleolus afwisselend waargenomen en gemist; terwijl hij meestentijds ontbrak, was hij éénmaal in April aan alle individu's die een Cyclops quadricornis bedekten zeer duidelijk te zien.

Deze verschillen in de waarneming van de nuclei, pleiten m. i. zeer voor een bestaande inconstantie te dien aanzien, welke niet ophouden zou als zoodanig aange-merkt te moeten worden, indien men ook al veronderstelde, dat de nucleolus onzichtbaar aanwezig was in die gevallen, waar hij niet kon worden aangetoond; de gemodificeerde physische en chemische eigenschappen zouden dan evenzeer op karakteristieke verschillen wijzen. Hoewel ik derhalve geenszins meen, dat men thans reeds reden zou hebben, de verschillen uit onvolledigheid van een deel der waarnemingen te verklaren, zoo is het toch zeker, dat de methode van onderzoek op de resultaten van grooten invloed is geweest. Balbiani en Bütschli, die bij de door hen onderzochte Vorticellinen den nucleolus nooit zagen ontbreken, maakten beiden gebruik van de handelwijze om door een goed aangebrachte drukking de objecten doorschijnend te maken. Aan Stein was deze methode geheel onbekend, en ook Engelmann maakt nergens van haar gewag.

Dat een zoodanige drukking er veel toe mede kan werken om de kernachtige deelen duidelijk te verschijn te doen treden, is mij gebleken sinds ik deze handelwijze, na de lezing van Bütschli's geschrift, nu en dan heb toegepast.

Onmogelijk is het niet dat het later blijken zal dat men in het onderscheid der gebezigde methoden de voornaamste oorzaak der uiteenlopende resultaten te zoeken heeft. De verschillen door mij in Mei en Oktober gevonden aan voorwerpen, zonder aangebrachte drukking waargenomen na

inwerking van azijnzuur, schijnen hiermede voorloopig nog in tegenspraak te zijn, tenzij het mocht blijken, dat dit verschil daaruit kon worden verklaard, dat ik in Mei azijnzuur van $\frac{1}{2}$ tot 2 proc. en in Oktober van $\frac{1}{10}$ tot $\frac{1}{100}$ proc. gebruikte; ik acht dit echter niet waarschijnlijk.

Na over verschillen gesproken te hebben, voornamelijk aanknoopende aan de eenigszins uiteenlopende resultaten van Engelmann en Bütschli, wil ik thans op het feit wijzen, dat evenwel hun beschouwingen omtrent de beteekenis van het conjugatie-proces in hoofdzaak geheel overeenstemmen. Beiden vatten het conjugatie-proces als een verjonging door bevruchting op, beiden beschouwen de zich conjugeerende individu's, bv. van hypotriche soorten, als hermaphroditen. Ook daar stemmen Engelmann en Bütschli overeen, waar zij zich over de beteekenis van nucleus en nucleolus als *voornaamste dragers* van de *geslachtelijke differentiatie* uitspreken, de eerste l. c. blz. 180, de tweede l. c. blz. 231, waar hij zegt tot het zelfde resultaat te zijn gekomen als Hertwig, die opmerkt dat de nucleus en nucleolus zich zeer goed met de ei- en sperma-kern der bevruchte eicel laten vergelijken. Een later gezegde van Bütschli, blz. 232, toont evenwel aan, dat hij deze geslachtelijke differentiatie bepaaldelijk *slechts voor een gedeelte* aan nucleus en nucleolus gebonden acht, hetgeen met Engelmann's beschouwingen geenszins in strijd is 1), — en mij ook bepaald noodig toeschijnt, indien zich mocht bevestigen, hetgeen Bütschli aangaande het vervangen worden van den (meer vrouwelijken) nucleus door den (meer mannelijken) nucleolus, na het conjugatie-proces, gevonden heeft. —

Voor deze opvatting van nucleus en nucleolus pleit

1) L. c. blz. 180. Noot.

o. a zeer sterk de uitwisseling der nucleoli bij geconjugeerde *Paramaeciën*, waarvan zoowel Bütschli 1) als Engelmann 2) gewagen, die echter eerstgenoemde nog niet voor algemeen voorkomend meent te mogen houden.

Waar men nu met Vorticellinen te doen krijgt, die zoowel in makro- als in mikrogonidium nucleus en nucleolus beide vertoonen, ontstaat er groote moeielijkheid; en toch zijn het juist deze soorten die Engelmann, door de sterk uitgesproken differentiatie der zich conjugeerende individu's, en de groote overeenkomst die het mikrogonidium physiologisch met een spermatozoid oplevert, aanleiding gegeven hebben tot het opstellen van zijne theorie aangaande den geslachtelijken aard van de conjugatie. Het geheel versmelten der twee individu's, zoowel als het feit dat de mikrogonidiën alleen zulke stokken bezoeken die reeds zelve rozetten van knoppen gevormd hebben vindt echter oppervlakkig alleen een verklaring, indien *slechts nuclei* aanwezig zouden zijn, zooals Engelmann veronderstelde, en schijnt daarentegen niet goed te rijmen met de aanwezigheid *ook van nucleoli* in het groote en kleine individu, daar zulk een versmelting overigens nergens aanwezig is, waar twee in alle opzichten overeenstemmende hermaphroditische individu's zich *conjugeren*. Het komt mij echter voor dat ook hier de moeielijkheid wellicht niet zoo groot is als oppervlakkig schijnt, en dat men bij de hermaphroditische Vorticellinen de geslachtelijke differentiatie in dien zin zou mogen opvatten, dat het *mannelijke* element voornamelijk in

1) Einiges über Infusorien. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. XI. 1873 blz. 664.

2) L. c. blz. 149.

den *nucleolus* van het *mikrogonidium*, het *vrouwelijke* in den *nucleus* van het *makrogonidium* zetelt. Eenige feiten door Balbiani en door Bütschli medegedeeld schijnen hier voor te pleiten. Eerstgenoemde leidt de beide zaadkapsels (Bütschli's „Kernspindeln"), die na de versmelting der beide individu's worden aangetroffen, uit den *nucleolus* van het kleine individu af, terwijl die van het groote gedurende de conjugatie geen veranderingen ondergaat. Ook Bütschli zag de twee Kernspindeln, ééns in het geconjugeerde *mikrogonidium* (*Carchesium polypinum*) en tweemaal in het groote individu, kort voor (*Vorticella microstoma*) en na afloop der samensmelting (*Carchesium polypinum*). Van deze uit het *mikrogonidium* afkomstige nucleoli zou dan een analoog proces uitgaan, als ook elders volgens Bütschli uit den mannelijken *nucleolus* zijn oorsprong neemt.

Niet onbelangrijk zou het zijn, indien zich nog eens een conjugatie-epidemie voordeed, waarbij met de beste onderzoekings-methoden geen *nucleolus* in makro- of *mikrogonidium* kon worden aangetoond, en het zich dus bevestigen mogt, dat, zoowel bij aanwezigheid, als bij afwezigheid daarvan, de einduitkomst dezelfde bleef.

Behalve bij *Carchesium polypinum* nam ik ook conjugatie-epidemiën bij andere soorten waar, doch meestal aan zoo weinige exemplaren, dat er van een eenigszins volledige studie der verschijnselen geen sprake kon zijn. Conjugatie van *Paramaeciën* kwam niet voor; van *Euploetes Charon* en *Chilodon Cucullulus* nu en dan, meestal vrij sporadisch. Over verschijnselen bij *Oxytricha fallax* en *Stylonychia pustulata* zij mij, naar aanleiding van Engelmann's en Bütschli's observatie's bij deze laatsten en verwanten, nog een korte opmerking vergund.

Bütschli nam bij *Stylonychia pustulata* aan de uit de conjugatie afkomstige exemplaren naast de „placenta” twee donkere sterk lichtbrekende bolletjes waar, die hij uit de nucleï afleidt, welke, hunne physiologische betekenis verloren hebbende, zich verdichten en uitgestooten worden; de nucleolus of een deelings-produkt daarvan vervangt hen dan volgens Bütschli, door tot „placenta” uittegroeien. Hetgeen ik aan het levend individu bij *Oxytricha fallax* waargenomen heb, stemt voor een gedeelte met Bütschli's waarneming bij *Stylonychia pustulata* overeen. De meeste beelden vertoonden, even als Bütschli's fig. 5, Pl. XI twee donkere bolletjes, tegen de placenta aangeleggen, gewoonlijk één aan het voorste en aan het achterste einde; doch naast zulke kwamen ook andere beelden voor, waar 3 tot 5 zoodanige bolletjes aanwezig waren, en kleinere, die overgangen vormden tot de endoplasma-korreltjes. Dit stemt volkomen overeen met Engelmann's waarnemingen aan geïsoleerde exemplaren van *Stylonychia pustulata* en *histrio*; hier waren 5 tot 7 grootere „en eenige kleinere, niet met zekerheid van andere korreltjes van het endoplasma te onderscheiden bolletjes,” aanwezig (l. c. blz. 161). Een zoodanig aantal kan bezwaarlijk van nucleus-fragmenten afgeleid worden, hetgeen bij Bütschli's waarnemingen geschiedde met de twee bij *Stylonychia pustulata*, en even zoo met vier diergelijke bollen die hij bij *Stylonychia Mytilus* waarnam, waar de nucleï zich verdeelden.

Bovendien zag Engelmann zulke bolletjes soms grooter worden, en er kwamen ook nieuwe bij. Engelmann's opvatting, dat *deze* bolletjes uit het endoplasma ontstaan en geheel dezelfde zijn als die, welke geheel buiten de conjugatie-periode „vooral” optreden, „wanneer het water, waarin de dieren leven, zeer arm is aan groene planten-

deelen" 1), is dan ook buiten twijfel juist, alleen waren wellicht gedurende de conjugatie eenige der bollen inderdaad afkomstig van nucleus of nucleolus.

Het komt mij echter zeer vreemd voor, dat Bütschli van deze endoplasma-bolletjes, ten minste van de grootere, met geen woord gewaagt. (Vergel. Bütschli, l. c. p. 113.)

II. OVER EENIGE GEVALLEN VAN PARASITISME BIJ INFUSORIA.

In den loop mijner onderzoekingen omtrent conjugatie had ik meermalen gelegenheid tot het observeeren van verschijnselen van parasitisme bij Infusoriën, die mij voorkomen een eenigszins uitvoerige vermelding waardig te zijn. Ten deele leveren zij nieuwe bewijzen tegen de vroegere theorie, die de parasiten voor „embrya" uit den nucleus afkomstig verklaarde, ten deele *schijnen* zij aan deze theorie nieuw voedsel te geven, aangezien ze het bewijs bevatten, dat zich in den nucleus, uit onmeetbaar kleine kiemen, cellen kunnen ontwikkelen, die, na binnen den nucleus en ten koste van diens zelfstandigheid aanzienlijk gegroeid te zijn en een herhaalde klieving te hebben ondergaan, het „moederdier" verlaten om daar buiten hun leven voort te zetten.

De eerstgenoemde feiten betreffen *Vorticella microstoma*, de laatste *Oxytricha fallax*.

1) Ik heb dit ook meer dan eens gezien, en eenige malen nam ik daarbij het vreemde verschijnsel waar, dat de nuclei zich tot tweemaal toe verdeeld of hiertoe een aanvang gemaakt hadden, zonder dat er eenige aanduiding voorkwam van verdeling van het lichaam. Het aantal der nuclei heb ik niet altijd kunnen bepalen, doordat ook de endoplasma-bolletjes bij 't aanwenden van kleurende reagentia kleurstof opnamen; ze schenen mij echter *geen* gelijken tred te houden met de verdeling der nuclei.

Het is mij gelukt meer dan eens bij *Vorticella microstoma* eene dergelijke parasieten-epidemie waar te nemen, als die waarbij Engelmann 1) zijne belangrijke ontdekking deed van het inboren der zoogenaamde „embrya.”

De eerste maal trad zij op in een druppel, die in de vochtige kamer bewaard werd en den 18. Januari van de oppervlakte genomen was van 14 dagen te voren geschept Singelwater. Aanvankelijk nam ik slechts één individu met een *Endosphaera* (Engelmann, l. c. blz. 139, noot) waar; deze had mijn aandacht getrokken door een vreemd en mij onverklaarbaar gebleven aanhangsel, dat eenige gelijkenis had met de rest van een mikrogonidium bij knopvormige conjugatie, kort vóór het volledig verdwijnen daarvan. Geheel onmogelijk is het niet dat het aanhangsel inderdaad zoodanigen oorsprong had, daar ik later knopvormige conjugatie in den druppel waarnam. Maar vreemd is het dan, dat zijn vorm geheel onveranderd bleef in de 4 tot 5 dagen, gedurende welke het individu waargenomen kon worden.

Onder dit aanhangsel was de 0,03 m.m. groote *Endosphaera* gelegen, die voortdurend „embrya” produceerde, waarvan het ontstaan steeds door het optreden van een nieuwe contractiele vacuole en van een van golvende trilharen voorziene spleet werd aangeduid.

Het aantal der voortgebrachte knoppen was waarschijnlijk vrij groot, want in drie dagen nam ik, bij 4 er van, het oogenblik van naar buiten dringen juist waar; de plaats hiervan was altijd ongeveer dezelfde en wel die, waar de afstand tusschen de *Endosphaera* en de oppervlakte der Vorticel het geringst was. Doch ook meermalen zag ik de knoppen wier wording ik wel had waargenomen, eerst

1) L. c. blz. 127.

eenige oogenblikken na het uittreden terug. Alle werden korteren of langeren tijd in hun bewegingen gevolgd, volgens Engelmann's methode, door het tijdig aanschroeven van eene zwakke vergrooting. Bij de meesten leidde dit na 20, soms zelfs na 30 minuten nog tot geen resultaat; eenmaal echter gelukte het een knop niet uit het oog te verliezen, tot hij zich in een ander individu had ingeboord: 2^h 50' was hij naar buiten getreden; hij bewoog zich daarna op de door Engelmann (l. c. blz. 128) beschreven wijze door den druppel, om zich 2^h 56' op een ander exemplaar van *Vorticella microstoma* vast te zetten, en wel ongeveer ter halver hoogte; het indringen volgde nu tamelijk langzaam; 3^h 5' was het buiten de oppervlakte gelegen gedeelte van de parasiet reeds iets kleiner; 3^h 12' was hiervan nog slechts een kleine rest te zien, en 3^h 22' lag de bol, hoewel minder scherp omschreven dan te voren, geheel binnen de *Vorticella*. De kern was duidelijk te zien, en de vacuole trok zich geregeld om de 13 seconden samen.

In twee andere gevallen, bij welke ik het inboren waarnam, geschiedde dit ongeveer op dezelfde wijze. Ook was de plaats van indringen steeds ongeveer ter halver hoogte van het lichaam, in tegenstelling met de plaats, waar Engelmann het embryo zag indringen, n.l. den rand van het peristoom-deksel, waartegen het door den stroom van de adorale spiraal was aangedreven (l. c. blz. 129). Hier was het vasthechten van de knop misschien nog passief; bij de parasieten, die ik waarnam, buiten twijfel geheel willekeurig. Ook zag ik na dit inboren nooit een achterste trilhaarkrans aan de *Vorticella* ontstaan ten teeken, dat deze haar steel verlaten wilde, doch zij trok zich samen en in een paar gevallen volgde hierop enkystatie.

Later heb ik deze verschijnselen nog eenige malen

ontmoet bij individu's, die in grooten getale aan de stoffige oppervlakte van het water zich verzameld hadden; eens, in 't eind van Februari, trad de epidemie zoo algemeen op dat nauwelijks eenige procenten der objekten gespaard bleven. Vele individu's bezaten twee *Endosphaera's* en in deze kwamen soms vier of meer vacuolen tegelijkertijd voor; de gedaante der meeste *Vorticellen* was dan ook jammerlijk misvormd. Ook hingen zeer dikwijls twee of meer van hen geheel oppervlakkig samen; ik heb mij echter door waarneming aan geïsoleerde exemplaren er van overtuigd, dat ik hier geenszins met een eerste stadium van het eigenaardige conjugatie-proces te doen had, door Claparède en Lachmann, en door Stein bij deze zelfde en ook andere soorten beschreven. Misschien had zich door den abnormalen toestand een kleverige stof aan de oppervlakte ontwikkeld en was deze de oorzaak van het samenhangen.

Ook bij een andere Vorticelline, *Vort. Campanula*, heb ik verschijnselen waargenomen, die thans wel niet anders dan als gevallen van parasitisme kunnen worden aangemerkt. Deze soort trof ik den 20. Maart in gering aantal aan, zwermend in een bak, waarin 2. Maart slootwater was geschept; tusschen normale exemplaren kwamen er enkelen voor, die zich van deze door het bezit van groote sterk lichtbrekende bollen in het endoplasma onderscheidden. Gedurende eenige dagen nam het aantal dezer laatsten exemplaren tegenover de anderen toe.

In twee vochtige kamers werd een objekt geïsoleerd; echter kon op deze wijze de observatie niets anders aan het licht brengen, dan dat er in de parasitische bollen kleine vacuolen ontstonden, waaraan echter nimmer contracties werden waargenomen. Het ééne exemplaar stierf na vier dagen, het andere werd na een week door azijn-

zure dampen gedood. Trouwens de behandeling met een reagens was de eenige weg om tot een nadere kennis te geraken, daar de *Vorticella* hare rustelooze bewegingen geen oogenblik staakte, en daardoor het gebruik van sterkere vergrotingen dan 100 tot 150 maal onmogelijk gemaakt werd.

Na inwerking van acid. acetic. onderscheidde ik, naast den normalen nucleus, de parasietische lichamen als vrij regelmatige bollen met een enkelen contour, eenigszins korreligen inhoud en donkere sterk lichtbrekende vrij groote sphaerische of ellipsoïdische kern.

Het aantal dezer bollen was verschillend; eenmaal telde ik er acht, soms waren er slechts twee; bij hetzelfde individu waren ze bijna altijd van gelijke grootte, hoewel deze geringer was, naarmate het aantal bollen groter was, variëerend tusschen ong. 0,04 en 0,025 m.m. Dat het aantal zich gaandeweg vermeerderde kon ik niet waarnemen; echter komt het mij zeer waarschijnlijk voor, daar ik een objekt met drie bollen aantrof, waarvan één aanmerkelijk groter was, dan de beide overige, twee kernen, dicht naast elkaâr gelegen, bezat, en aan de ééne zijde de aanduiding eener beginnende insnoering vertoonde.

Wat er verder van deze parasieten en van hunne gast-vrouwen wordt, kon door een voortgezet onderzoek niet uitgemaakt worden. Gaandeweg namen de individu's in aantal af, tot zij ten slotte geheel verdwenen.

De interessantste parasieten, die ik waargenomen heb, en tot de beschrijving van welke ik thans overga, trof ik in Mei epidemisch in *Oxytricha fallax* aan.

In de eerste ontwikkelings-stadiën dezer parasieten zou men meenen eene volkomen bevestiging te zien van de hypothese, die den *nucleus* als *kiembereidend orgaan* beschouwt. (Men zie, zonder kennis der volgende beschrijving, den nucleus in de fig. 16 en 17). De verdere

ontwikkeling echter laat deze verklaring bij den tegenwoordigen stand der Infusorien-kennis niet toe.

Het water, waarin de parasieten zich ontwikkelden, was den 2. Maart uit de sloot geschept; de bak, die het bevatte, was na opdrooging tot tweemaal toe met welwater gevuld. Deze laatste handelwijze, waarover ik reeds in de inleiding gesproken heb, heeft mij in staat gesteld een vollediger onderzoek, dan anders mogelijk geweest ware, naar de ontwikkeling dezer parasiet in het werk te stellen; want hoewel deze reeds in het versch geschepte water in eenige exemplaren van *Oxytricha fallax* aanwezig was, is ze eerst in de infusie epidemisch opgetreden, en wel zoo hevig, dat ik toen geen enkel exemplaar van *Oxytr. fallax* in normalen toestand meer heb kunnen ontdekken. Eerst toen, in het eind van Mei, leerde ik de beteekenis kennen van verscheiden vroeger (in Maart) door mij gemaakte teekeningen, naar voorwerpen uit denzelfden bak afkomstig.

Ik heb deze wijze van opdrooging dan ook nog later toegepast, toen het voor mij van belang was de eerste ontwikkelingstoestanden beter te leeren kennen, die ik bij de eerste epidemie slechts in weinige exemplaren had aangetroffen. Een tiental druppels werd daartoe in een kleiner bakje overgebracht, waarvan het water binnen weinige dagen moest verdampst zijn, en den 7. Juni waren in de infusie de gewenschte objecten, als in eene tweede epidemie voorhanden.

Dat de ontwikkeling in de nuclei aanvangt staat vast; de wijze waarop de parasieten daar geraakten bleef mij echter een raadsel. De jongste ontwikkelings-stadiën, die ik waarnam, en die ik in fig. 13, 14, 15, 16 en 17 heb weêrgegeven, vertoonen de nuclei geheel of nagenoeg geheel normaal van vorm, doch voorzien van een of meer ingesloten vrij

kleine bolletjes, die nog in grootte onderling verschillen. Bij het meerendeel der individu's die ik in dit stadium waarnam, en wel gedurende de tweede epidemie, vond ik de massa der nuclei buiten deze parasietische insluitels geheel homogeen (zie fig. 13, 14 en 15). De eerste epidemie echter vertoonde nuclei, in welke naast en tusschen deze insluitels de bekende gewone nucleusblaasjes aanwezig waren (zie fig. 16 en 17), hier en daar duidelijker te voorschijn komend dan elders, maar toch in een groot deel der overgebleven ruimte aanwezig. De beelden, die hierdoor worden teweeggebracht, kwamen mij voor zeer interessant te zijn; een eerste blik, hierop geslagen, zonder kennis der latere ontwikkelings-stadia, zou, zooals ik reeds opmerkte, tot geen andere meening kunnen leiden, dan dat de grootere bollen zich uit deze kleinere blaasjes ontwikkelen, daar tusschen deze beide alle overgangstrappen vertegenwoordigd zijn. Ik heb mij, bijv. bij de kern, die in fig. 16 is weêrgegeven, geen zekerheid kunnen verschaffen omtrent het aantal der parasietische bolletjes; drie grootste, één kleine en vijf kleinere waren evident, doch aangaande de in grootte hierop volgende vier tot vijf bleef ik in twijfel. Fig. 8 vertoont een hiermede geheel overeenkomstig beeld.

De verdere ontwikkeling dezer lichamen echter moest omtrent hunne beteekenis beslissen, zooals dan ook geschied is.

De bollen hadden geheel het aanzien eener jonge cel. (Zie bijv. fig. 21 den ondersten grootsten bol). Een contractiele vacuole kwam *nimmer* voor. Een kern was aan deze cel in de meeste gevallen, namelijk bij de niet al te kleine bollen, met zekerheid waar te nemen. Ze vertoonde zich soms als een zwak lichtbrekend blaasje (zie fig. 7.), meestal echter als een donker bolletje sterker lichtbrekend dan de omgevende stof (zie fig. 17, 19 en 22).

Overgangen tusschen deze beide toestanden werden door zoodanige gevormd, waar een kernlichaampje als een puntje in 't midden der kern te zien was (zie fig. 13 en 15), of waar eerstgenoemde nog slechts een lichter ring om zich had overgelaten (zie fig. 18).

De *nucleoli* van de *Oxytricha* behielden ondertusschen geheel hunne normale plaats en hoedanigheid, welke laatste ze ook gedurende het gansche volgende proces bleven behouden, voor zoover ik in staat was ze van andere bollen te onderscheiden.

De ontwikkeling vangt nu met den groei der parasietische bollen aan, in het begin waarschijnlijk ten koste der nuclei en gepaard gaande met een vormverandering van deze, die nog steeds een gesloten massa om eerstgenoemde blijven vormen; toch schijnt een eenvoudig opnemen van de nucleus-zelfstandigheid niet toereikend tot het verklaren van de vrij aanzienlijke volume-vermeerdering der bollen; de nucleus-substantie zou dan niet zoo lang als een schil de bollen kunnen blijven omgeven, als werkelijk het geval is. Het komt mij dus noodzakelijk voor ook een voeding van uit het endoplasma reeds in dit stadium te moeten aannemen.

Tegelijk met het grooter worden der bollen doet zich nu ook een duidelijke celwand voor, te oordeelen naar de dubbele contour, die aan alle bollen van niet al te geringe afmeting waargenomen wordt; dat ik hierbij niet door optische verschijnselen misleid werd, is mij later in verschillende gevallen duidelijk gebleken (zie volg. blz.); bij kleinere bollen echter was ik hieromtrent niet altijd zeker.

De dikte van den celwand bedraagt ongeveer 0,0004 m.m.; hij heeft deze dikte reeds voor de cel zijn vollen wasdom heeft bereikt, doch blijft daarna onveranderd.

Na het verschijnen van een wand treedt de cel een nieuwe periode in: de klievings-periode; de tijd waarop

dit geschiedt, is niet aan de grootte der bol alleen gebonden, daar soms grootere ongekiefde bollen naast kleinere, die wel gekieft zijn, voorkomen (zie fig. 19 en 21); er moeten dus nog andere factoren hierbij in het spel zijn, die mij echter geheel onbekend bleven; ook verschilt de grootte der gekieftde bollen onderling aanmerkelijk; doch hierover later.

De klieving kenmerkt zich in hoofdzaak daardoor dat de cel-inhoud volkomen passief blijft tegenover de deelingsvlakken, zoodat van een samentrekking of afronding der deelstukken geen sprake is.

Beelden zooals de onderste bol in fig. 21, zoowel als het voorkomen van de vermoedelijk met vocht gevulde spleet of ruimte, die op de plaats van verdeeling tusschen de aaneengrenzende vlakken soms te zien was, houd ik voor verschijnselen, door het afsterven en het inwerken van de reagentia teweeggebracht; in enkele gevallen zag ik het laatste verschijnsel met den ouderdom van het praeparaat toenemen. Ook kan men alleen in verse praeparaten omtrent den tamelijk dikken celwand den twijfel koesteren, waarvan ik reeds sprak, daar in oudere ook tusschen dezen wand en de cel-inhoud zich een onmogelijk verkeerd te duiden ruimte vormde, juist als tusschen de deelstukken.

De allereerste verdeeling had op twee verschillende wijzen plaats; ze had òf het ontstaan van twee halve bollen ten gevolge (zie fig. 21 bij twee bollen), òf van drie bolvormige sectoren, (zie fig. 18; fig. 19, den middelsten bol van den ondersten nucleus; fig. 21 een der bovenste bollen) 1); doch het scheen mij toe,

1) Het is zeer wel mogelijk, dat ook die bollen, waarbij men een verdeeling in halve bollen meent te zien, toch in drie bolvormige sectoren waren verdeeld.

dat er verder geen regelmatigheid bij de verdeeling bestond; de orde in het op elkander volgen van verschillende richtingen der verdeelingsvlakken had bij vele bollen te eenenmale ontbroken. (Zie fig. 22, den bovensten bol). Meesten tijds waren deze vrij wel straalsgewijs gericht (zie fig. 22, de drie kleinste gekliefde bollen, enz.), totdat zich 7 tot 8 bolvormige sectoren in optische doorsnede vertoonden; er volgden dan verdeelingen resp. loodrecht op de eerste deelingsvlakken, op haar beurt door andere, die aan deze eerste parallel waren, opgevolgd.

Ten slotte was er dan binnen den ongewijzigden celwand een vereeniging van dochtercellen ontstaan, die alle ongeveer even groot waren, en wier aantal wel eens 15 tot 16 bedroeg, doch soms tot op 30 tot 40 werd geschat. Geheel onveranderd is de celwand echter niet gebleven, want hij is met het geheele lichaam gedurende de klieving in omvang toegenomen; hiertoe meen ik uit vergelijking der beelden van verschillende stadiën bij het exemplaar, dat in fig. 22 weêrgegeven is, te kunnen besluiten; de kleinste bollen vertoonen zich daar ook het minst gekliefd. Doch ook beelden, die deze verhouding niet vertoonen, bewijzen nog niet het tegendeel, daar toch, zooals reeds gezegd werd, de grootte der bollen bij het begin der klieving niet constant is.

Hoe zich de kernen gedurende deze klieving gedroegen, is mij volkomen onbekend gebleven; terwijl de onverdeelde bol een duidelijke kern vertoonde, was van deze geen spoor meer te zien, zoodra de klieving was aangevangen. Wanneer de kern eerst weêr voor den dag kwam, zal spoedig blijken.

Ten gevolge van de verdeeling en den groei der parasieten zijn ook veranderingen opgetreden in de verhouding der nucleï tot deze, en tot elkander.

Reeds in een tamelijk vroeg stadium nam ik somtijds waar (zie fig. 18), dat zij een weinig tot elkaâr genaderd waren, en in latere stadiën was bij alle objecten de afstand, die ze te voren scheidde, geheel verdwenen; de voortdurend in grootte, misschien ook nog in aantal toenemende bollen (fig. 19), deden daarbij ook zelfs de laatste aanduiding van den vorigen nucleusvorm verloren gaan; de twee te voren gescheiden groepen van bollen vormden dan één samenhangende, zich door het grootste deel van het individu uitstrekkende massa, die echter nog dikwijls geheel of gedeeltelijk binnen een laag nucleus-substantie ingesloten lag; deze was dan op enkele plaatsen alleen nog als een zeer dun schilletje aanwezig, en vulde op anderen de ruimte tusschen verschillende bollen. In dezen toestand (fig. 22) meen ik de twee nucleoli nog herkend te hebben als eenigszins gezwollen ovale lichamen, tamelijk wel op hun normale plaats in het object gelegen, geheel buiten de nucleusmassa; in andere gevallen evenwel was het, door de aanwezigheid van een aantal parasietische bolletjes van gelijke grootte en vorm, onmogelijk ze te herkennen. De rest der vroegere nuclei was bij sommige exemplaren tot nog minder gereduceerd dan in het beschreven geval; bij het individu, dat in fig 21 is weergegeven, was van een nucleus-laag, zooals toen nog voorkwam, niets meer te zien, en alleen een donkerder tint rondom de parasietische bollen deed noch de plaats herkennen, waar de vroegere laag zich blijkbaar scheen opgelost te hebben; zulk een donkere tint ontbrak dan echter ook nimmer.

Tot nu toe maakte ik nog niet opmerkzaam op de wijze waarop zich het geheele Infusoriën-lichaam tegenover de parasieten gedraagt; maar ook dit vertoont ten slotte de sporen van hun lastig bezit. De lichaamsvorm blijft hierbij

niet altijd normaal; het achtereinde is bij het levend objekt soms veel smaller dan gewoonlijk en waar de meeste bollen bijeenliggen zijn ook vaak uitpuilingen aanwezig. Eénmaal zag ik ook de contractiele vacuole geheel van haar plaats gedrongen en nu in het vooreinde gelegen, rechts van de adorale spiraal. Ook de bewegingen der Infusoriën zijn veel rusteloozer dan anders.

Ten slotte lijdt het geen twijfel of vele individu's bezwijken onder den last der uitputtende gasten en vervloeien dan, zoodat de parasieten naar buiten treden, hetgeen ik eenige malen in de vochtige kamer heb kunnen waarnemen. En toch zijn er verschijnselen, die het hoogst waarschijnlijk maken, dat de normale verdere gang van 't proces een andere is, en dat de parasieten niet op het vervloeien van hun dragers behoeven te wachten, om hun ontwikkeling voort te zetten. Vooreerst kwamen er naast objekten, die zich als fig. 19 vertoonden een vrij groot aantal voor, die met deze alle overeenkomst aanboden, behalve wat het aantal parasieten bevattende nuclei betreft: zij misten er één van, terwijl de overgeblevene zich meer in het midden van het lichaam bevond. Meestal was ook nog slechts één nucleolus aanwezig. Fig. 20 stelt zulk een geval voor: één der bollen was reeds begonnen zich te klieven; vier kleinere waren niet gekliefd, evenmin drie bolletjes, die ongeveer de grootte van den nucleolus hadden en zelfs nog geen dubbelen contour vertoonden. In de meeste gevallen waren in dit stadium de bollen nog alle ongekleefd. Het aantal van zulke objekten met slechts één nucleus was minstens even groot, als dat van zoodanige, waar beide nuclei nog voorhanden waren, in het stadium van fig 19. Het ligt voor de hand te meenen, dat men hier te doen heeft met een uitstooting van den nucleus met

inhoud, soms ook met nucleolus, gedurende het leven van het objekt en zonder nadeelig gevolg daarvoor; en hoewel ik door de onmiddellijke waarneming dit niet heb kunnen bevestigd zien, zoo is er moeielijk een betere verklaring van dit verschijnsel te geven; wat nog het naast voor de hand lag, een vermoedelijke verdeeling aan te nemen van een individu als fig. 19 tot twee als fig. 20, daarvan kan hier geen sprake zijn, daar aan deze door de parasieten bezochte individu's in dit en de volgende stadiën nooit verdeeling voorkwam, evenmin als conjugatie 1).

De boven uitgesproken meening wordt nog waarschijnlijk in verband met een tweede verschijnsel: ook de in fig. 20 overgebleven nucleus namelijk is bij vele individu's verwijderd, zoodat dan in het zeer misvormde lichaam, dat zich in het midden versmald voordoet, slechts één of twee kleine bolletjes achtergebleven zijn (zie Fig. 23), waarschijnlijk nucleoli; enkele malen ontbreken ook deze geheel. (Soms was ook een enkele parasietische bol blijven hangen). Dit feit is daarom bijzonder sprekend, omdat het niet bij slechts weinige individu's waar werd genomen. In dit geval zou men kunnen volstaan met de opvatting dat de betreffende objekten in een toestand kort vóór zij te gronde zouden gaan door het reagens waren gefixeerd. Maar eenmaal maakten zij ongeveer een derde uit van alle individu's, die in een praeparaat voorkwamen, gemaakt toen de epidemie haar toppunt had bereikt, en die opvatting

1) Kort vóór deze parasieten-epidemie was waarschijnlijk conjugatie bij eenige exemplaren aanwezig geweest, zooals ik uit het voorkomen van eenige exemplaren met „placenta” opmaakte; één van deze bezat een grooten ongekiefden parasiet. Verdeeling had misschien ook nog in het eerste stadium plaats.

moest vervallen. Ik meen dus te moeten aannemen, dat, ook na verwijdering van beide nuclei met parasietische lichamen uit het endoplasma, de Infusoriën niet onmiddellijk te gronde behoeven te gaan; of zij echter nog lang in dezen vreemden toestand met slechts nucleoli, ja zelfs zonder deze, kunnen blijven bestaan, en of het bezit van nucleoli in deze omstandigheden nog voordeelen aanbiedt, dit zijn vragen, waarop ik het antwoord schuldig moet blijven; er zou kunnen worden gedacht aan een volgende enkystatie, misschien zelfs daarbij aan een ontwikkeling der nucleoli tot nuclei, volgens Bütschli's theorie, waar de nucleoli eigenlijk de primaire kernen zijn. Maar dit alles blijft zeer hypothetisch; alleen een nieuwe epidemie, waarbij op deze kwestie speciaal gelet werd, zou hierover licht kunnen verspreiden, evenals over de hiermede in verband staande vraag, of dus het uitgestooten worden van de parasieten, 't welk meer voorkomt dan het vrij worden door vervloeiing, de normale wijze van vrijkomen is, of een abnormale, ten bate van het Infusorie.

Hoe dan ook, vrij worden ten slotte alle parasietische bollen, in meer of minder gevorderden staat van klieving, en in dit vrij worden is voor hen de conditie tot verder ontwikkeling gelegen; bij de sterkst gekliefde bollen heb ik het begin dezer ontwikkeling nog kunnen waarnemen, bij ongekliefde nimmer; waarschijnlijk heeft bij deze laatste eene verdere ontwikkeling niet plaats.

In de vochtige kamer had zich den 29. Mei een *Oxytricha* zeer dicht aan den rand van den druppel vastgezet. Zij bezat niet minder dan 23 bollen, de meeste vrij groot, waarvan 8 in sterken graad gekliefd, de andere ongekliefd. Ongeveer 3^h 30' waren 12 bollen met een deel van het endoplasma naar buiten getreden, echter zonder dat het object tot vervloeiing gekomen was; de uitge-

treden bollen lagen nu in twee hoopjes boven elkaâr naast het Infusorie; in het bovenste bevond zich één, in het onderste drie gekliefde bollen. Langzamerhand kwam er echter een verandering in het aanzien dezer bollen; de wand werd minder duidelijk waarneembaar, en verdween als zoodanig na korten tijd geheel; waar-schijnlijk vervloeiide hij tot een slijmerige massa, die tusschen de kleine celletjes drong; tegelijkertijd namelijk traden deze meer en meer uiteen, en rondde zij zich af. Bij twee der bollen had dit verschijnsel eerder plaats dan bij de andere; te 4^h 15' ontstonden er bewegings-verschijnselen aan de beide aldus ontstane celgroepjes; zonder veel van hun plaats te wijken, bewogen ze zich met korte tusschenpozen en uiterst geringe bewegingen schommelend om hun as heen en weêr, somwijlen ook gedurende 10 tot 12 min. hun beweging stakend. Te 4^h 45' geraakte ook een derde celgroepje in beweging; eenigen tijd later ook dat uit het bovenste hoopje; en nadat de *Oxytricha* te 6^h 20' geheel uiteen was gegaan, geraakten ook de vier gekliefde bollen, die hierdoor vrij gekomen waren, de een vroeger, de ander later, in beweging, na het vervloeien van den wand en het uittreden der celletjes. Ongekliefde bollen bleven bewegingloos. (Een groep van vijf dezer laatsten werd eenmaal door een *Stylonychia Mytilus* verslonden, doch na vijf min. weder verwijderd).

De kennis der verdere ontwikkeling dezer celgroepjes was van het grootste belang voor een verklaring der besproken eerste ontwikkelingsstadiën in den nucleus van *Oxytricha*. De voortgezette waarneming heeft mij echter op dit punt niet veel verder gebracht. Gedurende den nacht kon ik niets leeren, dan dat van eenige groepjes de bewegingen trager en zeldzamer werden. Te 3^h hadden zij bij enkelen geheel opgehouden; anderen ver-

toonden de bewegingen toen, en ook den ganschen dag (30 Mei) nog. Bij deze kwamen nu kleine kernen in de celletjes duidelijk te voorschijn (zie fig. 24); ook meen ik een aantal fijne trilhaartjes gezien te hebben, zooals ze bij lagere Algen (bv. Volvocineën) voorkomen, voor welke ik echter niet durf instaan. Doch ook deze celgroepjes verloren gaandeweg hun beweging en 31 Mei waren alle tot korrelige massa's vervloeid waarin de celomtrekken niet meer te onderkennen waren.

Dien dag heb ik nogmaals het spontaan vervloeien van een *Oxytricha* geobserveerd, maar hierbij kwam het bij de twee gekliefde bollen, die naast negen ongekliefde aanwezig waren, nauwelijks tot bewegingen.

Het optreden van zoodanige bewegingen aan de parasieten toont aan, dat de verdere ontwikkeling inderdaad in het water plaats vindt; mijns inziens kan er aangaande de natuur dezer lichamen wel geen twijfel bestaan; hoewel ik de cellulose-reactie verzuimde (die toch ook niet afdoende geweest zou zijn), ben ik er van overtuigd, dat ik met lagere Thallophyten te doen had; de verdere ontwikkeling zou dan kunnen vermoed worden aldus plaats te hebben, dat de celgroepjes, na eene kortere of langere periode van zwermen in celletjes uiteentreden, en dat deze, of deelingsproducten daarvan, zich ten slotte in een *Oxytricha fallax* inboren, tot den nucleus doordringen 1), daar misschien zich nog verdeelen en aldus het aanzijn geven aan beelden in den nucleus zooals fig. 16 en 17.

De beperking, die ik hier gemaakt heb, vindt haar verklaring in het feit, dat ik bij *Stylonychia Mytilus* en *pustulata*, die nevens *Oxytricha fallax* voorkwamen, nooit

1) Stellen de kleine bolletjes links van den nucleus in fig. 17 misschien zulke indringende bolletjes voor?

een spoor heb aangetroffen van verschijnselen als die bij laatstgenoemde.

In de infusie, die mij de tweede epidemie opleverde, waren al zeer spoedig geen exemplaren van *Oxytricha fallax* meer voorhanden; en de infusies, die ik van de bak maakte, waarin de groote epidemie zich had ontwikkeld, deden deze soort evenmin te voorschijn komen. Wellicht is dit verschijnsel een grond te meer voor de juistheid der opvatting, dat de in deze paragraaf beschreven feiten verschijnselen van parasietisme waren en niet van een embryonaal-ontwikkeling, uit den nucleus.

VERKLARING DER AFBEELDINGEN.

Plaat IV.

Fig. 1—12. Knopvormige conjugatie van *Carchesium polypinum*.

Alle figuren zijn bij een 450-voudige vergrooting geteekend (Zeiss F. Oc. 1.); fig. 4 naar een osmiumzuur-praeparaat, de andere naar azijnzuur-praeparaten.

Fig. 3, 6 en 10 hebben betrekking op een epidemie in Oktober, de andere op eene in Mei 1876.

Fig. 1. Individu's onmiddellijk na het fixeeren van het mikrogonidium.

Fig. 2—6. Verschillende stadiën van uiteenvallen der nuclei en versmelten der individu's.

Fig. 7—12. Reconstructie van den nucleus na het volledig versmelten. Vergelijk blz. 209 vlg.

Fig. 13—24. Parasieten-epidemie van *Oxytricha fallax*.

De fig. 16, 21 en 22 zijn bij een 850-voudige vergrooting geteekend (Zeiss F. Oc. 3), de anderen bij een 450-voudige (Oc. 1), en wel fig. 24 naar het levend objekt, de overigen naar met karmijn gekleurde osmium-paeparaten.

Fig. 13—15. Objekten uit de tweede epidemie, in het eerste stadium; geen andere insluitsels dan parasieten in den nucleus waarneembaar

Fig. 16. Nucleus en nucleolus uit de eerste epidemie in het eerste stadium; naast de parasieten de gewone nucleus-insluitsels.

Fig. 17. Objekt uit de eerste epidemie, als fig. 16.

Fig. 18—22. Voorbeelden met parasieten in verschillende stadiën van klieving.

- Fig. 20. Van de twee nucleï zooals die in fig. 19 nog aanwezig waren is de eene, met parasieten en nucleolus, verwijderd.
- Fig. 21 en 22. De parasietische bollen der beide nucleï vormen één samenhangende massa.
- Fig. 23. Alle bollen zijn uitgestooten, het lichaam is misvormd.
- Fig. 24. Celgroepje uit de gekliefde bollen na uittreding in het water ontstaan. Vergelijk blz. 230 vlg.
-

UEBER DAS LEBEN DER BACTERIEN IN GASEN.

VON

Dr. CARL GROSSMANN

UND

Dr. MAYERHAUSEN.

Bei den nachstehenden Untersuchungen, welche im physiologischen Laboratorium zu Utrecht angestellt wurden, hatten wir uns der freundlichsten Unterstützung der Herren Professoren Donders und Engelmann zu erfreuen. Wir ergreifen daher freudig die Gelegenheit den genannten Herren unseren herzlichsten Dank auszusprechen, nicht allein für die grosse Liebenswürdigkeit, welche uns durch Rath und That zu Theil wurde, sondern auch für die Liberalität, mit welcher uns alle Mittel des Laboratoriums zur Verfügung gestellt wurden.

Da von den Bacterien die merkwürdige Thatsache nachgewiesen ist, dass dieselben sich hohen Wärme-graden gegenüber anders verhalten, als andere lebende Organismen, indem dieselben unbeschadet ihrer Lebensfähigkeit Temperaturen ausgesetzt werden können, bei denen unter gewöhnlichen Verhältnissen alles Albumin gerinnt, so war es der Untersuchung werth zu erforschen, wie sich die Einwirkung verschiedener Gase auf die

Bakterien herausstellen, und ob sich vielleicht auch hier ein Unterschied im Verhalten geltend machen würde. Die von von uns hierauf untersuchten Gase sind: Kohlensäure, Wasserstoff, Sauerstoff und Ozon.

Was die Methode der Untersuchungen anlangt, so empfahl sich hierzu vorzüglich die Engelmann'sche Gaskammer 1). Um einen vollständig hermetischen Vorschluss zu erzielen, wurde der Deckel, bevor derselbe mittelst metallener Klemmen festgedrückt wurde, mit Vaseline (gelatinisirtem Petroleum) bestrichen, einem sich hierzu vorzüglich eignenden Stoffe, da derselbe nicht, wie gewöhnliches Fett, ranzig wird, und so die schädliche Einwirkung der Fettsäuren auf die Bakterien ausgeschlossen wurde.

Von der Art der Darstellung der Gase und ihrer Reinigung, ehe sie zur Verwendung kamen, wird in den betreffenden Abschnitten selbst noch näher die Rede sein. Hier sei nur erwähnt, das die diversen Waschflaschen mit einer aus Wachs und Terpentin bestehenden Masse luftdicht vergossen worden waren. Zur Leitung wurden neue, vollkommen reine und intakte Gummischläuche verwandt, und wurde die Kammer mit den Praeparaten jedesmal erst eingeschaltet, nachdem eine längere Zeit das betreffende Gas die Leitung durchströmt und so die atmosphärische Luft vollkommen ausgetrieben hatte. Das Ende des Abzugsschlauches tauchte mittelst einer angefügten Glasrohres in ein Glasgefäß mit Wasser. Stets übrigens überzeugten wir uns von Zeit zu Zeit durch Zupressen des Abzugsschlauches hinter der Kammer von dem luftdichten Verschluss der gesamten Leitung, in-

1) Ueber die Flimmerbewegung. von Dr. Th. W. Engelmann. Leipzig 1868.

clusive Kammer, indem dann, selbst bei vollständigem Oeffnen des Gashahnes, in den Waschflaschen keine Blasen mehr aufstiegen. Mit welchem Aufwande von Mühe und Zeit sich dies nur erreichen lässt, wird derjenige wissen der sich je mit ähnlichen Experimenten beschäftigt hat.

Die benutzten Bacterien stammten theils aus animalischen (Frosch-), theils vegetabilischen (Heu-) Infusen, welche im Laboratorium sich einer ziemlich constanten Temperatur von 13° Cels. ausgesetzt befanden. Die Infuse wurden immer erst benutzt, wenn sich im Versuchstropfen eine hinreichende Menge von Organismen vorfand, was gewöhnlich am zweiten Tage nach gemachter Infusion der Fall war.

Die Versuche selbst wurden nun so angeordnet, dass wir z. Th. zwei, drei, selbst vier Tropfen von Infusen verschiedenen Alters in derselben Kammer nebeneinander auf dem Deckglase anbrachten, natürlich ohne dass dieselben sich gegenseitig berührten. Es hat dieses Verfahren den Vortheil, den Einfluss der Gase auf Organismen verschiedener Entwicklungsstufen, die vollkommen den gleichen Bedingungen ausgesetzt waren, zu gleicher Zeit beobachten zu können. Uebrigens wurden auch der besseren Controlle wegen, so oft mit allen Gasen gleichzeitig experimentirt wurde, stets sämtliche Kammern mit ein und demselben dem gleichen Infuse entnommenen Tropfen bedient. Die Uebertragung der Tropfen aus den Infusen in die Gaskammern geschah mittelst eines vor jedem Gebrauche sorgfältig gereinigten Glasstabes. Auf den Boden der Kammern wurden stets einige Tropfen Wasser gebracht, um ein Eintrocknen der Praeparate zu verhüten. Die Praeparate blieben z. Th. einen Tag, z. Th. länger in der Kammer, und ist die Beobachtungszeit an den betreffenden Stellen stets angegeben. Während der Nacht

dauerte der Gasstrom z. Th. an, z. Th. wurde derselbe unterbrochen, jedoch immerhin so, dass abgesehen von der ja nicht absolut auszuschliessenden Diffusion durch die Gummischläuche, die Kammer mit der betreffenden Gasatmosphäre gefüllt blieb, indem das Ende des Abzugschlauches entweder mittelst einer Klemmschraube luftdicht zugesperrt, oder zur Absperrung von atmosphärischer Luft einfach unter Wasser verblieb.

Bemerken wollen wir hier noch, dass wir allgemein nur die schiessenden Bewegungen der Bakterien, die also eine erhebliche Ortsveränderung zur Folge haben, für selbständige Bewegungen gelten lassen, das Oscilliren dagegen durchweg nur als Molecularbewegung auffassen ¹⁾ und wir uns daher im folgenden öfters des Ausdruckes Ruhe, als Molecularbewegung nicht ausschliessend bedienen.

Ehe wir nach diesen allgemeinen Erörterungen zur Besprechung der einzelnen Gase übergehen, mögen noch einige kurzgefasste Angaben über das Leben der Bakterien im Infuse selbst vorausgeschickt werden. Das erste Auftreten der Organismen im Infuse hängt wesentlich von der Temperatur ab in der Weise, dass bei höheren Wärmegraden bis zu einer gewissen Grenze dieselben sich viel eher bilden, als in niederen. Bei unseren wie bereits gesagt, unter einer möglichst constanten Temperatur von 13° Cels. gehaltenen Infusen zeigten sich die ersten Formen gewöhnlich schon am ersten Tage nach der Infusion. Diese ersten auftretenden Formen sind stets längere (stäbchenförmige, meist Meso- in manchen Fällen auch Mega-) Bakterien. Ueber ihre Ent-

1) D. Huizinga, Weiteres zur Abiogenesisfrage. Groningen, 1873. pag. 189. ff.

stehung können wir nichts näheres angeben, dieselben haben von Anfang an gleich dieselbe Grösse und haben wir nie ein Auswachsen kleinerer Formen zu grösseren beobachtet. Im Gegentheil, vielleicht schon vom ersten Augenblicke ihrer Existenz an beginnt unter Vermehrung eine allmähliche Verkleinerung der vorhandenen Individuen einzutreten, so dass nach einigen Tagen sich nur noch Microbakterien im Infuse vorfinden; noch einige Tage später finden wir fast nur noch (runde) Micrococcen. Die Bewegung war stets am ersten Tage weniger lebendig als in den darauf folgenden, und erreichte etwa vom 3ten bis 6ten Tage ihr Maximum. Darauf trat von Tag zu Tag stets eine progressive Verlangsamung der Bewegungen ein, bis schliesslich fast nur noch Molecularbewegung zu beobachten war. Jedoch war die Zeit, in welcher sich bei den verschiedenen Infusen diese Veränderungen vollzogen, nicht immer constant.

Kohlensäure.

Die zu unseren Versuchen verwandte CO_2 wurde gewonnen durch Einwirkung von Salzsäure auf Marmor. Das erzeugte Gas wurde vor dem Gebrauche durch eine Reihe von Waschflaschen geführt, die z. Th. mit Argent. nitr. gefüllt waren, z. Th. gewöhnliches reines Wasser enthielten.

Der Einfluss dieses Gases auf unsere Bakterien stellt sich nun folgendermassen heraus. Unter Anwendung schwacher Ströme haben wir bisweilen bei mässig beweglichen Bakterien eine vorübergehende Erhöhung der Beweglichkeit constatirt, sowohl in intensiver als in extensiver Beziehung. Die Excursionen der Individuen wurden grösser und schneller, doch war der absolute

Bewegungszuwachs nicht in allen beobachteten Fällen derselbe. Auch dauerte diese Beweglichkeitserhöhung in der Regel nur kurze Zeit und ging dann allmählich in Stillstand über. Jedoch, wie schon gesagt, konnten wir dies nur bisweilen beobachten und gelang es durchaus nicht, nach Belieben jedesmal das genannte Phaenomen hervorzurufen. Mässig starke Ströme wirken entschieden lähmend auf die Bakterienbewegungen, doch ist die Zeit, sowie die Intensität der Einwirkung durchaus verschieden auf Bakterien verschiedenen Alters, in der Weise, dass frische Organismen viel eher und vollständiger in den Ruhezustand kommen, als ältere, jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze. Ueber diese Grenze hinaus verhalten sich alle Bakterien wiederum gleich, d. h. gerathen gleichmässig in Ruhe. Wir können also in Bezug auf die CO_2 -Wirkung an jedem Infuse drei Perioden unterscheiden; auf die in der ersten demselben entnommenen Bakterien wirkt CO_2 intensiv lähmend ein, auf die Bakterien der zweiten Periode ist die Wirkung bei weitem geringer, ja scheint bisweilen fast Null zu sein, in der dritten Periode, wo, wahrscheinlich in Folge der Erschöpfung an Nährmaterial, allerdings die Bewegung ohnehin schon sehr schwach ist (meist Coccen) scheint wiederum eine intensivere Einwirkung stattzufinden. Die Dauer der beiden ersten Stadien ist jedoch sehr verschieden und lassen sich daher bestimmte allgemein gültige Angaben darüber nicht machen; die des dritten dauert so lange, als überhaupt noch lebende Organismen im Infuse sich vorfinden. Es sind nun allerdings in Wirklichkeit diese Stadien höchst wahrscheinlich nicht durch eine absolut scharfe Grenze von einander geschieden, sondern gehen ganz allmählich in einander über. Da wir bei

unseren Untersuchungen jedoch in 24stündigen, also immerhin schon ziemlich grossen Zeitintervallen, erst neue Versuchstropfen unseren Infusen entnahmen, so sind wir auch in der Lage eine gewisse Grenze und Dauer der vorgenannten Stadien auf den Tag angeben zu können. Zugleich erfahren wir hieraus auch, dass der Uebergang aus einem dieser Stadien in das andere sich in circa 24 Stunden vollzieht.

Zur Veranschaulichung dieses Verhaltens möge folgende Tabelle dienen.

	Heu, infundirt, 19. Dec. 76
2. Jan. 5 Uhr. N. M. Von 5 Uhr an CO ₂ durchgeleitet. 6 Uhr. Während der Nacht der CO ₂ -Strom unterbrochen. 3 Jan. 11 Uhr.	Microbactt. und Coccen. Bewegung ziemlich lebhaft. Bewegung sehr schwach. Microbactt. u. Coccen, sehr schwach beweglich.

Neues Praeparat.

3 Jan. 3 Uhr. N. M. Von 3 Uhr an CO ₂ durchgeleitet. 4 Uhr. 7 Uhr. Einen Theil der Nacht geht CO ₂ hindurch. 4 Jan. 10 ¹ / ₂ Uhr.	Microbactt. u. Coccen. Bewegung ziemlich lebhaft. Zum grössern Theil noch lebhaft Bewegung. Noch theilweise Bewegung. Noch ganz vereinzelte Bewegungen.
4 Jan. 11 ¹ / ₂ Uhr. Von 11 ¹ / ₂ Uhr an CO ₂ durchgeleitet. 3 Uhr. 7 Uhr.	Microbactt. und Coccen. Bewegung nicht allgemein und mässig. Z. Th. noch selbständige, wenn geringe Bewegung. Selbständige Bewegung vorhanden, doch immer noch vorhanden.
Einen Theil der Nacht geht CO ₂ hindurch. 5 Jan. 10 ¹ / ₂ Uhr.	Molecularbewegung mit ganz vereinzelten selbständigen Bewegungen.

Neues Praeparat.

5 Jan. 12 ¹ / ₂ Uhr. Von 12 ¹ / ₂ Uhr an CO ₂ durchgeleitet. 3 Uhr. 7 Uhr. Einen Theil der Nacht geht CO ₂ hindurch. 6 Jan. 11 Uhr.	Microbactt. und Coccen, sehr wenig. Selbständ. Bew. nur sehr vereinzelte. Noch äussert vereinzelte selbständige Bewegungen. Ganz vereinzelte selbständige Bewegungen.
--	--

rosch, infundirt, 31. Dec. 76. erste Organismen, 1. Jan. 77.	Heu, infundirt, 31 Dec. 76. erste Organismen, 3. Jan. 77.
mlich grosse Mesobactt. Bewe- sehr lebhaft. ine selbständige Bewegung mehr. rmen etwas verkleinert; Bewegung weise ziemlich rege.	
-	
ganismen z. Th. kleiner als gestern. mässig. t nur nach Molecularbewegung. Molecularbewegung. lecularbewegung.	
sobactt. aber kleiner als gestern; gung lebendig. r Molecularbewegung. lecularbewegung. lecularbewegung.	Ziemlich grosse Mesobactt. sehr le- bendig. Nur Molecularbewegung. Molecularbewegung. Molecularbewegung.
ne Meso- u. Microbactt. sehr lebend. t nur Molecularbewegung. r vereinzelte selbständige Bewe- n.	Kleine Mesobactt. sehr lebendig. Nur Molecularbewegung. Sehr vereinzelte selbständige Bewe- gungen.

Neues Praeparat.

6 Jan. 12 Uhr.

Von 12 Uhr. CO₂ durchgeleitet.
3 Uhr.

5 Uhr.

CO₂—Strom über Nacht unterbrochen.

7 Jan. 11 Uhr.

Neues Praeparat.

7 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Van 11 $\frac{1}{2}$ Uhr. an CO₂ durchgeleitet.
3 Uhr.

CO₂ geht einen Theil der Nacht hindurch. 8 Jan. 11 Uhr.

Neues Praeparat.

8 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 11 $\frac{1}{2}$ Uhr. an CO₂ durchgeleitet.
3 Uhr.

5 Uhr.

Einen Theil der Nacht geht CO₂ hindurch. 9 Jan. 11 Uhr.

Neues Praeparat.

9 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 11 $\frac{1}{2}$ Uhr an CO₂ durchgeleitet.
3 Uhr.

5 Uhr.

Während d. Nacht geht z. Th. CO₂ hindurch. 10 Jan. 11 Uhr

Kl. Microbactt. und Coccen von
siger Lebendigkeit.

Nur sehr vereinzelte selbständ.
wegungen.

Immer noch vereinzelte Bewegu

Sehr geringe Bewegung.

Kleinste Microbactt. u. Coccen
wegung sehr mässig u. nicht allge

Molecularbewegung.

Schwache Molecularbewegung.

Coccen, z. grösst. Theil ruhig,
einzelne Individuen machen kleine
cursionen.

Vollkommene Ruhe.

Nichts verändert.

Ruhe.

Coccen. Bewegung nur äussert
einzelt.

Ruhe.

Nichts verändert.

Minimale Beweg. äussert vereinzelte

Meso- und Microbactt. sehr lebendig.

Nur Molecularbewegung.

Molecularbewegung.

Geringe Bewegung.

Microbactt. Bewegung ziemlich lebendig.

Molecularbewegung.

Wache Molecularbewegung.

Microbactt. und Coccen. Bewegung ziemlich lebendig.

Bewegung am Rande stellenweise ordentlich lebhaft, nach der Mitte geringer.

Nichts verändert.

Keine, nur in mittl. Schicht noch mässige Bewegung.

Microbactt. und Coccen. Besonders am Rande sehr lebhaft Bewegung.

In Ruhe, nur sehr vereinzelte Bewegung. Nichts verändert.

Keine Bewegung sehr vereinzelt.

Kl. Meso- und Microbactt. sehr lebendig.

Nur Molecularbewegung.

Molecularbewegung.

Theilweise rege Bewegung.

Microbactt. Bewegung nicht sehr lebendig.

Molecularbewegung mit ganz vereinzelt selbst. Bewegungen.

Molecularbewegung mit äussert vereinzelter selbst. Bewegung.

Microbactt. u. Coccen. Bewegung ebenfalls theilweise ziemlich lebendig, doch weniger als im Froschpraeparat.

Mässig lebendige Bewegung durch das ganze Praeparat.

Nichts verändert.

In mittl. Schicht lebendige Bewegung.

Microbactt. u. Coccen. zieml. Bewegung durch's ganze Praeparat.

Nur einzelne Indivv. zeigen Bewegung.

Nichts verändert.

Geringe Bewegung ganz vereinzelt.

So dauert also beispielsweise bei dem am 31. Dec. 76. infundirten Heu das erste Stadium vom 3ten bis 6ten Januar, also vier Tage, bei dem Froschinfus vom 31. Dec. 76. dagegen vom 1sten bis 7ten Januar, also sieben Tage. Das zweite Stadium dauert bei dem genannten Heuinfus vom 7ten bis 10ten Januar, vielleicht noch länger (doch wurde hier der Versuch unterbrochen), im Froschinfus vom 8ten bis 10ten Januar resp. noch länger. Durch das Heuinfus vom 19ten Dec. 76. ist in unserer Tabelle vom 2ten bis 6ten Januar das zweite Stadium repräsentirt; von da an beginnt das dritte.

Diese drei Parallelpraeparate wurden zu gleicher Zeit in derselben Kammer beobachtet, waren also ganz demselben CO_2 -Strom ausgesetzt. Ebenso, wie bekanntlich in atmosphärischer Luft eine progressive Verkleinerung der Formen eintritt, zeigt sich diese Erscheinung auch in CO_2 , jedoch geht dieser morphologische Prozess hier langsamer vor sich, als in atmosphärischer Luft.

Bemerkenswerth ist noch, dass CO_2 -Stillstand, falls derselbe nicht zu lange andauert hat, durch Hindurchtreiben von gewöhnlicher atmosphärischer Luft oder Sauerstoff wieder aufgehoben wird, und in grösserem oder geringerem Masse — abhängig von der Dauer des Stillstandes, — die Bewegung wieder zurückkehrt. Dass das letztgenannte Experiment mit demselben Resultate mehrere Tage lang an demselben Praeparate wiederholt werden kann, zeigt die folgende Tabelle :

5 Dec. 11 Uhr.

Von 11 Uhr an CO₂ durchgeleitet. 12 Uhr.

Von 12 Uhr an wird CO₂ — Strom unterbrochen, und reiner O durchgeleitet. 1 Uhr.

2¹/₂ Uhr.

O — Zufuhr unterbrochen und wiederum CO₂ eingeleitet. 3¹/₄ Uhr.

3¹/₄ Uhr Luft durchgesaugt.

Von 3³/₄ Uhr an wiederum O durchgeleitet. 4¹/₂ Uhr.

Von 4¹/₂ Uhr an wieder CO₂ durchgeleitet. 4³/₄ Uhr.

5 Uhr.

Während der Nacht die Schläuche vor und hinter der Gaskammer abgeklemmt.

6 Dec. 10¹/₂ Uhr.

10³/₄ Uhr. der CO₂ — Strom wieder in Gang gesetzt. 12¹/₄ Uhr.

CO₂ — Strom unterbrochen, Luft durchgeblasen und O durchgeführt. 1³/₄ Uhr.

5 Uhr.

Meso- und Microbactt. Bewegung nicht sehr lebendig.

Bewegung äusserst gering.

Bewegung beschleunigt.

Bewegung ziemlich stark.

Ausser Molecularbewegung keine Bewegung mehr vorhanden.

Die Bewegung kehrt in geringem Masse zurück.

Bewegung wieder sehr lebhaft geworden.

Bedeutende Verlangsamung der Bewegung; vollkommene Ruhe.

Bewegung in ganz geringem Masse bei einzelnen Individuen zurückgekehrt (wahrscheinlich in Folge von Diffusion während der Nacht).

Vollkommene Ruhe.

In der ganzen Ausdehnung des Praeparates wieder schwache Bewegung vorhanden.

Bewegung noch vermehrt.

Während der Nacht wird die Kammer mit atmosphärischer Luft in Verbindung gebracht.

7 Dec. 10 Uhr.

Von 10 $\frac{1}{2}$ Uhr. an O durchgeleitet. 4 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 4 $\frac{3}{4}$ Uhr. an wieder CO₂ eingeleitet. 6 Uhr.

Ueber Nacht CO₂ — Strom unterbrochen.

8 Dec. 10 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 11 Uhr an wieder CO₂ durchgeleitet. 1 Uhr.

Von 1 Uhr an die Kammer mit atmosph. Luft in Verbindung gebracht. 5 Uhr.

Von 6 Uhr an CO₂ hindurchgeleitet. 7 Uhr.

Während der Nacht der CO₂ — Strom unterbrochen.

9 Dec. 10 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Sehr lebendige Bewegung.

Bewegung nach ebenso rege.

Fast nur Molecularbewegung

Bewegung sehr rege jedenfalls in Folge von Diffusion.

Bewegung bedeutend träger geworden.

Bewegung sehr lebendig.

Fast Ruhe.

Bewegung ziemlich rege (Diffusion durch die Gummischläuche).

Das Experiment wurde mit demselben Praeparate noch bis zum 11ten Dec. weitergeführt, und zwar immer mit denselben Resultaten.

Ob es zur Wiederherstellung der Bewegung nach CO₂-Stillstand nothwendigerweise des Anstosses des O (reiner O oder atmosph. Luft) bedarf, oder ob hierzu schon das blosse Verdrängen der CO₂-Atmosphäre mittelst eines indifferenten Gases (z. B. Wasserstoff, wie wir im folgenden Abschnitt sehen werden) genügt, darüber mag folgender Versuch entscheiden.

Anstatt der gewöhnlichen Zuleitung der CO₂ wurde

zwischen Kammer und letzter Waschflasche der Gummischlauch durchschnitten. Die Enden, von denen das eine ein konisches Glasrohr umfasste, tauchten in ein tiefes Gefäß, welches ausgekochtes noch warmes Wasser enthielt, und so konnte leicht die Zuleitung von CO_2 hergestellt und unterbrochen werden, ohne dass atmosphärische Luft im mindesten zutrat. Auf der andern Seite der Kammer wurde der Ableitungsschlauch in ein gleiches Gefäß gelegt, in welches der Zuleitungsschlauch der Wasserstoffquelle eintauchte, so dass auch hier sehr leicht ohne Luftzutritt die Verbindung hergestellt und wiederum gelöst werden konnte. Am Wasserstoff-sowie am Kohlensäure-Zuleitungsschlauch lagen Klemmen, die schnell und leicht luftdicht geschlossen werden konnten. Es war also der CO_2 - und H - Apparat symmetrisch zur Kammer aufgestellt. Nachdem in beide Gefäße vorher eine Zeit lang CO_2 geleitet worden war, um eine O - Aufnahme aus der Luft möglichst zu vermeiden, wurde die Kammer mit einem Tropfen voll stark beweglicher Bakterien versehen, von der betreffenden Seite (in unseren Falle der linken) CO_2 zugeführt, die durch das rechte Gefäß entwich, und so lange mit der Durchleitung dieses Gases fortgefahren, bis die Bewegungen der Bakterien fast vollständig sistirten, was nach etwa 4 Minuten eintrat. Hierauf wurde auf der rechten Seite der Abführungsschlauch der CO_2 mit dem Zuleitungsschlauch des H - Apparates unter Wasser verbunden, die Klammer der CO_2 - Leitung in dem linken Gefäß geschlossen, rechts die der H - Zuleitung geöffnet, und die Schlauchverbindung links gelöst. Ein mässig reichlicher, möglichst reiner H - Strom reinigte nun die Kammer von der CO_2 . Schon nach einer halben Minute kehrten etliche Individuen aus ihrer Ruhe zu anfangs matten, bald

aber reger werdender Bewegung zurück, die nach etwa fünf Minuten eine solche Lebendigkeit erreichte, dass von der vorhergegangenen CO_2 -Einwirkung kaum etwas zu bemerken war. In analoger Weise wurde jetzt unter Beobachtung derselben Cautelen der H wieder mit CO_2 vertauscht. Das Resultat war baldige, wieder etwa in fünf Minuten eintretende hochgradige Verlangsamung der Bewegungen. Darauf wurde nochmals mit den zuzuleitenden Gasen gewechselt und wiederum war nach einigen Minuten die alte Lebendigkeit im Tropfen. Zur genaueren Controlle wurde dieser Versuch noch mehrmals wiederholt, stets mit gleichem Erfolge. Nur war zu bemerken, dass wenn die CO_2 -Zuleitung lange gedauert hatte, die Beweglichkeit langsamer und minder vollständig bei H-Zufuhr zurückkehrte.

W a s s e r s t o f f.

Unser H wurde producirt mittelst Zink und Schwefelsäure und behufs der Reinigung durch vier grosse Waschflaschen geführt, deren zwei erste mit reinem Wasser gefüllt waren, während die dritte eine Lösung von Argentum nitricum, die vierte Pyrogallussäure nebst Kali causticum enthielt. Diese Anordnung war absichtlich so gewählt worden, damit die in den vorhergehenden Flaschen etwa sich beigemischt habenden Spuren von Sauerstoff in der letzten vollkommen zurückgehalten wurden. Dass übrigens unser Gas wirklich nur sehr kleine Spuren von Sauerstoff beigemischt enthielt, ergab sich aus der sehr geringen Färbung, welche, während eines wochenlangen Durchleitens der Inhalt unserer vierten Waschflasche annahm. Das so resultirende Gas war vollkommen geruchlos und färbte pyrogallussaures Kali nicht mehr.

Betrachten wir nun die Einwirkung des Wasserstoffs auf unsere Bakterien, so macht sich auch hier ein ganz frappanter Gegensatz bemerkbar, abhängig von dem Alter des Infuses, aus welchem die Versuchstropfen entnommen waren. Es stellt sich nämlich die Thatsache heraus, dass für frische Bakterien der Wasserstoff indifferent ist, ja in der Mehrzahl der Fälle sogar eine Beschleunigung der Bewegung hervorruft, die der durch Sauerstoff erzeugten kaum um etwas nachsteht, ja dieselbe bisweilen sogar noch übertrifft. Die so hervorgerufene Beschleunigung der Bewegung, die sich sowohl in intensiver als extensiver Weise äusserte, wuchs in vereinzelt Fällen zu einer so enormen Schnelligkeit, dass wir dieselbe als die rapideste bezeichnen müssen, die wir jemals bei Bakterien beobachtet haben. Ja selbst bei einer 2 bis 3stündigen continuirlichen H — Durchleitung konnte kaum eine merkliche Verlangsamung constatirt werden. Ganz anders jedoch verhalten sich die genannten Organismen, wenn das Infus bereits einige Zeit alt ist, indem wir hier als Resultat der Wasserstoffdurchleitung Verlangsamung der Bewegung erhalten, die sich bis zur vollständigen Ruhe mit einfacher Molecularbewegung steigert. Wir haben es also hier wiederum mit mehreren und zwar zwei Stadien zu thun, und von ihnen bezüglich ihrer Dauer und ihres Ueberganges in einander dasselbe, was bei Gelegenheit der Kohlensäure gesagt wurde.

Auch hier mag der Uebersicht wegen eine Tabelle eingefügt werden, welche die Wasserstoffwirkung sehr deutlich veranschaulicht 1).

1) Vergl. auch die analoge CO₂ Tabelle; die Praeparate sind von demselben Tropfen genommen.

	Heu, infundirt, 19. Dec. 76
2 Jan. 5 Uhr. N. M. Von 5 Uhr an die ganze Nacht hindurch H durchgeleitet. 3 Jan. 11 Uhr.	Microbactt. und Coccen. Bewegung ziemlich lebhaft. Nur Molecularbewegung.
<i>Neues Praeparat.</i>	
3 Jan. 4 Uhr. Von 4 Uhr an H durchgeleitet. 5 Uhr. Während der Nacht geht H hindurch. 4 Jan. 10$\frac{1}{2}$ Uhr.	Microbactt. und Coccen. Bewegung ziemlich lebhaft. Bewegung nicht verändert. Nur Molecularbewegung.
<i>Neues Praeparat.</i>	
4 Jan. 11$\frac{1}{2}$ Uhr. Von 11$\frac{1}{2}$ Uhr an H durchgeleitet. 3 Uhr. 7 Uhr. Während der Nacht geht H hindurch. 5 Jan. 11 Uhr.	Microbactt. u. Coccen. Bewegung mässig und nicht allgemein. Bewegung fast vollkommen hoben. Nichts verändert. Mit vereinzelt Ausnahmen Molecularbewegung.
<i>Neues Praeparat.</i>	
5 Jan. 12$\frac{1}{2}$ Uhr. Von 12$\frac{1}{2}$ Uhr an H durchgeleitet. 3 Uhr. 5 Uhr. Während der Nacht geht H hindurch. 6 Jan. 11 Uhr.	Microbactt. n. Coccen. sehr träge Bewegung äusserst gering und vereinzelt. Fast absolute Ruhe. Nur Molecularbewegung.

rosch, infundirt, 31. Dec. 76. erste Organismen, 1. Jan. 77.	Heu, infundirt, 31. Dec. 76. erste Organismen, 3. Jan. 77.
emlich grosse Mesobactt. Bewe- sehr lebhaft. aeparat eingetrocknet.	
ganismen z. Th. kleiner als gestern. egung mässig. wegung, wenn nicht vermehrt, so zweifellos verallgemeinert. opfen eingetrocknet.	
mesobactt. aber kleiner als gestern. egung lebendig. wegung verallgemeinert, vielleicht etwas vermehrt. chts verändert.	Ziemlich grosse Mesobactt. sehr le- bendig. Bewegung sehr lebendig. Nichts verändert.
so- und Microbatt. Bewegung leb-	Formen z. Th. kleiner als gestern. Bewegung sehr lebhaft.
eine Meso- u. Microbatt. sehr le- g. wegung am Rande lebhaft, sonst Ruhe. robatt. Bewegung mässig. wegung sehr mässig	Kleine Mesobatt. sehr lebendig Bewegung am Rande sehr lebhaft, sonst mässig. Microbatt. Bewegung mässig. Bewegung sehr mässig.

Neues Praeparat.

6 Jan. 12 Uhr.

Von 12 Uhr an H durchgeleitet.
3 Uhr.

5 Uhr.

Ueber Nacht geht H hindurch. 7 Jan.
11 Uhr.

*Neues Praeparat.*7 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 11 $\frac{1}{2}$ Uhr an H durchgeleitet.
3 Uhr.

Während der Nacht geht H hindurch.
8 Jan. 11 Uhr.

*Neues Praeparat.*8 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 11 $\frac{1}{2}$ an wurde H durchgeleitet.
3 Uhr.

5 Uhr.

Während der Nacht geht H hindurch.
9 Jan. 11 Uhr.

*Neues Praeparat.*9 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 11 $\frac{1}{2}$ Uhr an H durchgeleitet.
3 Uhr.

5 Uhr.

Während d. Nacht geht H hindurch.
10 Jan. 11 Uhr.

Kl. Microbact. und Coccen. von
siger Lebendigkeit.

Mit sehr vereinzelter Ausnahme
Molecularbewegung.

Nichts verändert.

Sehr schwache Molecularbewegung

Kleinste Microbact. u. Coccen. I
gung sehr mässig und nicht allge

Sehr wenig Bewegung, fast Ruhe

Schwache Molecularbewegung.

Coccen. zum grösst. Th. ruhig.

Schwache Molecularbewegung.

Nichts verändert.

Ruhe

Coccen. Bewegung nur äusserst
einzelt.

Nichts verändert.

Nichts verändert.

Fast absolute Ruhe.

kleine Meso- u. Microbactt. sehr lebendig.

Bewegung entschieden verlangsamt.

Fast nur Molecularbewegung.

Sehr geringe Molecularbewegung.

Microbactt. Bewegung ziemlich lebendig.

Sehr mässige Bewegung.

Molecularbewegung.

Microbactt. u. Coccen. Bewegung mässig, ziemlich lebendig.

Meist Ruhe, schwache Bewegung nur in der Mitte des Tropfens.

Nichts verändert.

Ruhe.

Microbactt. u. Coccen. Besonders am Rande ausserordentlich lebhafte Bewegung.

Die Bewegung am Rande geringer werden, in der mittl. Schicht noch mässige Bewegung.

Nichts verändert.

In der mittl. Schicht noch mässige Lebendigkeit.

Kl. Meso- und Microbactt. sehr lebendig.

Bewegung bedeutend verlangsamt.

Fast nur Molecularbewegung.

Sehr geringe Molecularbewegung.

Microbactt. Bewegung nicht sehr lebendig.

Nichts verändert.

Molecularbewegung.

Microbactt. u. Coccen. Bewegung ziemlich lebendig.

Eingetrocknet.

dto.

dto.

Ziemliche Bewegung durch's ganze Praeparat. (Microbactt. u. Coccen).

Ruhe.

Nichts verändert.

Ruhe.

Ein Blick auf vorstehende Tabelle zeigt, dass z. B. bei dem Heuinfus vom 31ten Dec. 76. das erste Stadium drei Tage dauert (vom 3ten bis 6ten Januar), bei dem Froschinfus vom 31ten Dec. 76. dagegen fünf Tage, (vom 1ten bis 5ten Januar) während das Heuinfus vom 19ten Dec. 76. sich bereits vollkommen im zweiten Stadium befindet.

Erst kurze Zeit andauernder Wasserstoffstillstand konnte stets durch Luftdurchsaugen wieder aufgehoben werden und kehrte die frühere Lebendigkeit in grösserem oder geringerem Grade zurück. Auch konnte hier, wie bei CO_2 — Stillstand der Wechsel von Ruhe und Bewegung eine beliebige Anzahl Male längere Zeit hindurch hervorgerufen werden; doch halten wir es für überflüssig, auch hier eine diesbezügliche Tabelle einzuschalten. Bei bereits längere Zeit bestehendem Stillstande war der genannte Wiederbelebungsversuch vollkommen fruchtlos. Uebrigens constatirten wir auch im Wasserstoff eine fortschreitende Verkleinerung der Organismen, doch hat dies weiter nichts auffallendes, da sich dasselbe, ebenso wie in atmosphärischer Luft, in allen von uns angewandten Gasen — soweit dieselben natürlich nicht sofortige Tödtung bewirken — vollzieht.

Sauerstoff.

Der Sauerstoff, dessen wir uns zu unseren Versuchen bedienten, wurde in der gewöhnlichen Weise aus chlor-saurem Kali und Braunstein dargestellt und in gläsernen Ballons aufgefangen. Die drei Waschflaschen enthielten Wasser, Kalilauge und Silbersalpeter.

Was nun die Einwirkung der Sauerstoffatmosphäre auf die Bacterien anbetrifft, so waren die Resultate von

grosser Uebereinstimmung und gleich bei den ersten Versuchen in die Augen springend. Als allgemeiner Satz lässt sich hinstellen, dass der Lebensprocess der Bacterien im O nach jeder Richtung hin erhöht wird. Die Lebenserscheinungen sind intensiver, sowohl was die morphologischen Veränderungen angeht, als auch in Betreff der Beweglichkeit: die Bacterien leben schneller als in atmosphär. Luft. Die Steigerung der Lebensprocesse ist so bedeutend, dass selbst ein ziemlich ansehnlicher Temperaturunterschied, wobei das O — Praeparat die Nacht über in dem auskühlenden Zimmer (im December), das in atmosphärischer Luft gehaltene Controllpraeparat in Brutofen sich befand, dieselbe nicht zu compentiren vermag. Zweierlei Erscheinungen sind es also, die in der Sauerstoffkammer ins Auge fallen: das erste ist die beschleunigte Bewegung, auf die wir bald zurückkommen werden, als zweite zieht die mit den Formen vorgehende Veränderung unsere Aufmerksamkeit an. Die im Vergleich zu atmosphärischer Luft und den übrigen von uns verwandten Gasen, im Sauerstoff so enorm beschleunigte Verkleinerung, resp. Theilung und in Folge dessen auch numerische Vermehrung der Formen thut sich schon makroskopisch kund, indem der Tropfen, der vorher (bei seiner geringen Dicke) ziemlich klar war, nach 2 bis 3 mal 24 Stunden fast milchig weiss und total undurchsichtig geworden ist. Zur Illustration der rapiden Formveränderung der Bacterien folge hier die Tabelle eines Praeparates, welches acht Tage lang in einer Sauerstoffatmosphäre gehalten wurde. Der Tropfen entstammt einem etwa dreitägigen Infuse.

4 Dec. 11 Uhr.

Von 11 Uhr an O durchgeleitet. 5 Uhr.

Ueber Nacht der Zu- und Abführungsschlauch abgeklemmt.
5 Dec. 11 Uhr.

11 $\frac{1}{2}$ Uhr wird der O — Strom wieder in Gang gesetzt. 5 Uhr.

Ueber Nacht abgeklemmt.
6 Dec. 10 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 11 Uhr an O durchgeleitet. 5 Uhr.

Ueber Nacht abgeklemmt.
7 Dec. 10 Uhr.

Von 10 $\frac{1}{2}$ Uhr an wieder O durchgeleitet. 6 Uhr.

Ueber Nacht abgeklemmt.
8 Dec. 10 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Von 11 Uhr an O durchgeleitet. 5 Uhr.

Ueber Nacht abgeklemmt.

Meso- und Microbactt. Bewegung nicht sehr lebendig.

Nur Mikrobactt. vorhanden. Bewegung stark beschleunigt.

Sehr kleine Microbakterien. Noch dieselbe Bewegung.

Kleinste Microbactt. Enorme Lebendigkeit.

Organismen sehr verkleinert und vermehrt. Bewegung sehr lebendig.

Organismen noch viel kleiner geworden, nur Micrococcen vorhanden. Lebendigkeit noch dieselbe.

Die Coccen. kleiner u. zahlreicher geworden; makroskopisch zeigt der Tropfen eine milchige Trübung. Bewegung ein wenig träger als gestern.

Die Coccen. erscheinen noch verkleinert. Sehr rege Bewegung.

Kleinste Micrococcen. Bewegung durch das ganze Praeparat, wie gestern.

Kleinste Micrococcen. Bewegung sehr rege.

Das Experiment wurde mit demselben Praeparate noch bis zum 11ten Dec. fortgeführt.

Ausser der Formveränderung lehrt uns die vorausgehende Tabelle aber zweitens noch, dass der O ein für unsere Organismen kräftiges Excitans ist, was sich uns durch die enorme Erhöhung der Beweglichkeit kund giebt. Wie wir gleich sehen werden, haben wir aber auch hier wieder zwei Stadien zu unterscheiden, indem nämlich die excitirende Wirkung des Sauerstoffs grösser bei jüngeren, als bei älteren Infusen ist, bis schliesslich eine solche sich überhaupt nicht mehr nachweisen lässt.

Sehr anschaulich wird dieses Verhalten durch die folgende Tabelle gemacht, in welcher sich gleichzeitig in derselben Kammer beobachtete Versuchstropfen aus Infusen verschiedenen Alters zusammengestellt finden 1).

1) Vergl. auch die entsprechende H — und CO₂— Tabelle.

	Heu, infundirt, 19. Dec. 70
2 Jan. 5 Uhr. N. M. Von 5 Uhr an O durchgeleitet. 6 Uhr. O — Strom über Nacht unterbrochen.	Microbactt. u. Coccen. Bew. ziemlich lebhaft. Bewegung beschleunigt.
3 Jan. 11 Uhr.	Wie gestern.

Neues Praeparat.

3 Jan. 3 Uhr. Von 3 Uhr an O durchgeleitet. 5 Uhr. O — Strom über Nacht unterbrochen.	Microbactt. u. Coccen. Beweg. lebhaft. Bewegung beschleunigt.
4 Jan. 10 $\frac{1}{2}$ Uhr.	Coccen. Bewegung wie gestern

Neues Praeparat.

4 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr. Von 11 $\frac{1}{2}$ Uhr an O durchgeleitet. 3 Uhr. O — Strom über Nacht unterbrochen.	Microbactt. u. Coccen. Bew. mässig und nicht allgemein. Bewegung lebhaft.
5 Jan. 12 Uhr.	Bewegung mässig.

Neues Praeparat.

5 Jan. 12 $\frac{1}{2}$ Uhr. Von 12 $\frac{1}{2}$ Uhr an O durchgeleitet. 3 Uhr. 5 Uhr. Ueber Nacht O — Strom unterbrochen.	Microbactt. und Coccen. sehr t Wenig beweglich. Bewegung sehr schwach.
6 Jan. 11 Uhr.	Coccen. schwach beweglich.

osch, infundirt, 31 Dec. 76. erste Organismen, 1. Jan. 77.	Heu, infundirt, 31. Dec. 76. erste Organismen, 3. Jan. 77.
nlich grosse Mesobactt. Bew. sehr t. egung ausserordentlich lebhaft. nen verkleinert (Meso- und Mi- tt.) Bewegung sehr lebhaft.	
anismen z. Th. kleiner, als gestern. nässig. egung sehr lebhaft. nen verkleinert; allgemeine starke eligkeit.	
bactt. aber kleiner als gestern. ung lebendig. egung lebendig. egung mässig.	Ziemlich grosse Mesobactt. Bewegung sehr lebendig. Bewegung sehr lebendig. Mässige Bewegung.
he Meso- und Microbactt. sehr g. el beweglich. en verkleinert (Microbactt. u. er mässig beweglich. en. mässig beweglich.	Kleine Mesobactt. sehr lebendig. Sehr beweglich. Formen kleiner geworden. Microbactt. mässig beweglich. Coccen. ziemlich lebendig

Neues Praeparat.

6 Jan. 12 Uhr.

Von 12 Uhr an O durchgeleitet. 3 Uhr.

5 Uhr.

Ueber Nacht O — Strom unterbrochen.

7 Jan. 11 Uhr.

*Neues Praeparat.*7 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.Von 11 $\frac{1}{2}$ Uhr an wurde O durchgeleitet. 3 Uhr.

Ueber Nacht O — Strom unterbrochen.

8 Jan. 11 Uhr.

*Neues Praeparat.*8 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.Von 11 $\frac{1}{2}$ Uhr an O durchgeleitet.
3 Uhr.

5 Uhr.

Während der Nacht O — Strom unterbrochen. 9 Jan. 11 Uhr.

*Neues Praeparat.*9 Jan. 11 $\frac{1}{2}$ Uhr.Von 11 $\frac{1}{2}$ Uhr an O durchgeleitet.
3 Uhr.

5 Uhr.

Während d. Nacht der O — Strom unterbroch. 10 Jan. 11 Uhr.

Kleine Microbactt. u. Cocce
mässiger Lebendigkeit.

Nichts verändert.

Bewegung sehr vereinzelt.

Coccen. sehr mässige Bewegu

Kleinste Microbactt. u. Cocce
wegung sehr mässig u. nicht all

Nichts verändert.

Fast Ruhe, nur am Rande Bew

Coccen. z. grösst. Th. ruhig.

Molecularbewegung mit sehr
zelten Ausnahmen.

Nichts verändert.

Ruhe, nur in mittl. Schicht e
mässige Bewegungen.Coccen. Bewegung nur äusser
einzelt.Nur einzelne Individuen le
sonst Ruhe.

Nichts verändert.

Fast volls. Ruhe.

ine Meso- und Microbactt. sehr
lig.
ts verändert.

egung geringer geworden.

en. Bewegung sehr mässig.

robactt. Bewegung ziemlich le-

ts verändert.

n. nur z. Th. ziemlich lebendig.

robactt. u. Coccen. Bewegung theil-
ziemlich lebendig.

er mittl. Schicht zieml. lebendige
ung.

egung geringer geworden.

e, nur in mittl. Schicht noch
eise mässige Bewegung.

nders am Rande lebhafte Bewe-
nach der Mitte zu weniger (Mi-
u. Coccen.)

alich lebendig.

ts verändert.

l. lebhafte Bew.

Kleine Meso- und Microbactt. sehr
lebendig.

Besonders in der mittl. Schicht sehr
lebendig, doch im allg. keine Vermehrung
der Bewegung.

Bewegung geringer geworden.

Coccen. Bewegung sehr mässig.

Microbactt. Bewegung nicht sehr le-
bendig.

Nichts verändert.

Bewegung nur am Rande, in der Mitte
fast Ruhe.

Microbactt. u. Coccen. theilweise ziem-
lich lebendige Bewegung.

Durch das ganze Praeparat theilweise
sehr lebhafte Bewegung.

Nichts verändert.

Nichts verändert.

Ziemliche Bewegung durch's ganze
Praeparat. (Microbactt u. Coccen.)

Zieml. lebhafte Bewegung.

Nichts verändert.

Zieml. lebhafte Bew.

Ein Blick auf vorstehende Tabelle zeigt sehr deutlich, wie im Anfang bei allen drei Infusen eine Beschleunigung eintritt, wie indess sehr bald der Tropfen aus dem älteren Heuinfus anfängt, sich dem Sauerstoff gegenüber indifferent zu verhalten, bis schliesslich gar keine Einwirkung des genannten Gases mehr bemerkbar wird. Zu einer Angabe der Dauer dieser Stadien in Tagen bedarf es jedoch einer längeren Beobachtungszeit, und wir unterlassen dieselbe daher hier.

O z o n.

Gerade entgegengesetzt der Wirkung des gewöhnlichen ist die des sog. activen Sauerstoffs, des O z o n. Die Bereitung desselben geschah auf electricischem Wege mittelst des bekannten v. Babo'schen Apparates. Zur Vermeidung der leicht zersetzbaren und absorbirenden Gummischläuche, wurde das Glasrohr des Apparates über eine dem Zuleitungsrohr der Kammer eng anliegende Korkhülse luftdicht befestigt. Der von uns benutzte Ruhmkorff'sche Inductionsapparat war hinreichend stark, um schon nach einigen Secunden bei einem langsam durchstreichen- den Luftstrom den charakteristischen O z o n-geruch zu erzeugen. Um jedoch die Einwirkung des Ozon auf die Bacterien möglichst rein zu erhalten und die Einflüsse der durch das Electrisiren der Luft hervorgebrachten Stickstoffoxydationen auszuschliessen, benutzten wir durchgängig möglichst reinen Sauerstoff.

Jedesmal wurde der Versuch damit begonnen, das $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ Stunde lang Sauerstoff durch die Kammer geführt wurde, worauf in der Mehrzahl der Fälle — abhängig von dem Alter des Infuses — eine grössere oder geringere Beschleunigung und Vermehrung der Bewegungen

eintrat. Dann wurde der Inductionsapparat plötzlich in Gang gesetzt, während der O — Strom ununterbrochen fortging. Die Wirkung war eine sehr schnelle; zwischen 1 und 5 Minuten, je nach der Dicke der Tropfen, trat völliger Stillstand ein. Die Bakterien verhielten sich dabei ziemlich gleich, ob sie animalischen oder vegetabilischen, jungen oder älteren Infusen entnommen waren. Diese Gleichheit konnte man am besten constatiren, wenn man mehrere Tropfen von möglichst gleicher Grösse aus verschiedenaltigen Infusen zu gleicher Zeit in derselben Gaskammer beobachtete. Wurde der Inductionsstrom sofort unterbrochen, sobald eine deutliche Verlangsamung der Bewegung eintrat, so konnte in den meisten Fällen durch den reichlich nachströmenden Sauerstoff die alte Beweglichkeit wieder hergestellt werden. Indessen war der Zeitpunkt, bis zu welchem ozonisirt werden durfte, schwankend und nicht genau zu bestimmen. Es geschah auch wol, dass ein Theil still blieb, der andere aber wiederum in lebhafte Bewegung gerieth. In diesen Fällen waren vermuthlich die am meisten peripheren Schichten des Tropfens allein vollkommen ozonisirt worden, während in das Innere des Tropfens das Gas noch nicht genügend vorgedrungen war. War einmal allgemeiner Stillstand eingetreten, so erholten sich die Bakterien nie wieder, sie waren getödtet.

Dieses Verhalten ist so evident und ausnahmslos, dass eine Tabelle über die angestellten Versuche anzuführen, unnöthig erscheint. Ozon tödtet die Bakterien in jedem Stadium ihrer Entwicklung in sehr kurzer Zeit, ja man darf wol sagen augenblicklich, sobald das Gas in hinreichender Concentration auf die Organismen einwirken kann.

Condensirter Sauerstoff.

Es mag hier noch eine vorläufige Mittheilung folgen über Versuche, welche mit condensirtem O ausgeführt wurden. Bekanntlich hat Paul Bert sehr ausgedehnte Versuche mit comprimirtem O gemacht, und in jüngster Zeit sie auch auf Fermentationen und Infectionsstoffe verschiedener Art bezogen, ohne jedoch die Erscheinungen während der Einwirkung einer mikroskopischen Untersuchung unterworfen zu haben.

Unsere Experimente an Bakterien wurden in einer eigens dazu construirten Gaskammer, welche später noch beschrieben werden wird, ausgeführt.

Als Resultat stellte sich heraus, dass Bakterien mehr als 6, jedoch weniger als 20 Stunden lang bei einem Druck von 5 bis 7 Atmosphären Sauerstoff ihre Lebensfähigkeit bewahren. Bis zu 6 Stunden war an den Bewegungen durchaus keine Verlangsamung wahrzunehmen, nach 20 Stunden jedoch war in der Kammer absolute Ruhe eingetreten und kehrte in Berührung mit atmosphärischer Luft die Bewegung nicht mehr zurück.

Jedoch bei der jetzigen noch nicht sehr grossen Vollkommenheit des Apparates muss es noch dahingestellt bleiben, ob wirklich der erhöhte Druck oder andere bis jetzt noch nicht gut auszuschliessende Ursachen den Tod der Bakterien zur Folge hatten.

Werfen wir nun auf das Gesagte noch einen kurzen Rückblick, so werden wir bei den verschiedenen Gasen gewisse Analogien finden, während auf der andern Seite sich ganz verschiedene Gegensätze geltend machen.

So haben wir gesehen, dass in allen von uns verwandten Gasen — immer vorausgesetzt natürlich, dass dieselben nicht sofort tödtlich wirken — dieselbe Verkleinerung der Organismen (durch Theilung) vor sich geht, wie in atmosphärischer Luft, wenn auch die absolute Zeitdauer der morphologischen Veränderung nicht überall dieselbe ist, sondern dieser Prozess sich vielmehr in den verschiedenen Gasen bald schneller bald langsamer vollzieht. So tritt, wie wir gesehen haben, diese Verkleinerung am rapidesten ein in einer O-Atmosphäre, während in H die genannte Formveränderung schon langsamer und in CO₂ entschieden am langsamsten vor sich geht. Es fällt uns also hier gleich ein gewisser Zusammenhang auf zwischen der Schnelligkeit der Formverkleinerung und der Schnelligkeit der Bewegungen der Organismen in den verschiedenen Gasen: je intensiver nämlich im Allgemeinen die Beweglichkeit, desto rapider findet die Formverkleinerung der Organismen statt. Da nun sowohl das eine, wie das andere der Ausdruck eines erhöhten Lebensprocesses ist, so dürfen wir in der Coincidenz dieser beiden Erscheinungen durchaus nichts Auffallendes finden.

Was nun den Einfluss der Gase auf die Beweglichkeit anlangt, so haben wir gesehen, dass Sauerstoff immer bewegungsbeschleunigend wirkt, jedoch bei Weitem mehr auf neue, als auf ältere Formen. Wasserstoff wirkt ebenfalls beschleunigend, aber nur auf neuere Formen, während seine Wirkung auf ältere im Gegentheil eine paralysirende ist. Kohlensäure-Ströme wirken nur, wenn sie ganz schwach sind, auf frische Bakterien excitirend, stärkere Ströme jedoch wirken immer lähmend ein, am intensivsten jedoch ebenfalls wiederum auf frische Organismen. Die paralytische Wirkung des Ozon ist eine so schnelle,

und intensive, dass über etwaige bei frischen oder älteren Infusen sich geltend machende Unterschiede sich nichts Bestimmtes angeben lässt.

Die Wirkung des O als Excitans ist ja an und für sich klar und analog der Einwirkung dieses Gases auf andere Organismen. Schwieriger lässt sich die belebende Wirkung des H einsehen, doch könnte man vielleicht folgende Erklärung geben. Die Bakterien bilden im ersten Stadium ihres Daseins in Folge der noch ungeschwächten Lebensenergie eine ziemlich bedeutende Quantität CO_2 , und diese lähmend auf sie einwirkende CO_2 wird in Folge der Dissociation durch den H ausgetrieben und so die erhöhte Beweglichkeit herbeigeführt, während der von den Bakterien, wie überhaupt der von irgend einer lebendigen Zelle (die rothen Blutkörperchen ausgesondert) einmal aufgenommene O nicht mehr dissociirt werden kann 1). Freilich wird durch den H der in der den Tropfen umgebenden Atmosphäre enthaltene und zu neuer Aufnahme bestimmte O ebenfalls verdrängt, jedoch wiegt dieser O - Verlust nicht den durch die Fortschaffung der CO_2 geschafften Nutzen auf, da die Bakterien noch in hinreichender Menge O enthalten. Im zweiten Stadium ist nun gerade dieses letztere nicht mehr der Fall, und daher die paralysirende Wirkung.

Was die CO_2 - Ruhe anlangt, so tritt dieselbe auf dieselbe Weise ein, wie auch bei allen höheren Organismen, indem nämlich CO_2 als solche aufgenommen wird, und da diese dissociirbar ist, wird die Bewegung sogar durch H wieder hergestellt. Auch der animirende Einfluss

1) Vergl. Voordracht van Prof. Donders: Over het chemisme der ademhaling. Nederlandsch tijdschrift voor geneeskunde. Tweede reeks. Tiende jaargang. Tweede afdeeling. Pag. 228. ff.

sehr verdünnter CO_2 -Ströme zeigt sich bei den Bacterien so wie bei höheren Organismen.

Betreffend die Wirkung des Ozons, so hat sich dieselbe so herausgestellt, wie sich a priori vermuthen liess.

Wir sehen also, dass die zur Verwendung gekommenen Gase — mit theilweiser Ausnahme des H — auf die Bacterien im Allgemeinen gleiche Einwirkung ausüben, wie dies von Engelm ann für die Flimmerzellen beschrieben wurde.

Ausserdem scheinen die angeführten Experimente noch zu beweisen, dass Bacterien zu ihrem Leben durchaus nicht des freien O bedürfen, sondern unter Abschluss desselben existiren können, wie dies ja von den Vibrionen, d. h. den Organismen der Milchsäure- und Buttersäuregährung speciell hinreichend feststeht. Vielleicht besitzen alle Bacterien die Fähigkeit, bei Mangel an freiem O geeignete Verbindungen ihrer Entwicklungsflüssigkeiten zu decomponiren und den O daraus an sich zu reissen. Dieselben würden also auf diese Weise vollkommen, je nach den gegebenen Verhältnissen, im Sinne Pasteur's die Rolle von Aërobie n und Anaërobie n zu spielen im Stande sein.

Besondere Hervorhebung verdient nochmals der bereits berührte Umstand, dass die Wirkung aller Gase (vielleicht mit Ausnahme von Ozon) im Einzelnen sehr wesentlich davon abhing ob die Bacterien frischen oder älteren Infusen entnommen waren. Im ersteren Falle wirkte CO_2 sehr schnell lähmend, im zweiten nur ganz allmählich depri-mirend, anfangs sogar nicht selten excitirend, in noch älteren Praeparaten wieder mehr wie in frischen. Umgekehrt vertrugen frisch gezüchtete Bacterien den Aufenthalt in reinem Wasserstoff sehr viel besser als ältere; ihre Bewegungen beschleunigten sich zunächst bedeutend und

zeigten selbst nach vielen Stunden kaum eine Schwächung, während ältere unter sonst gleichen Bedingungen schon innerhalb weniger Stunden völlig zur Ruhe kamen.

Zum Schlusse sei noch betont, dass vorstehende Untersuchungen hauptsächlich nur nach zwei Richtungen hin angestellt wurden: 1, in Bezug auf die Beweglichkeit, als die am meisten in die Augen fallende Lebenserscheinung; 2, in Bezug auf die Formveränderung der Organismen. Der in den Bakterien selbst vorgehende Chemismus dagegen, sowie die Veränderungen, welche die Ernährungsflüssigkeiten erfahren muss noch Gegenstand fernerer Untersuchungen sein.

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ZUR LEHRE VON DER MUSKEL- UND NERVEELEKTRICITÄT.

VON

Th. W. ENGELMANN.

Im Anschluss an eine früher von mir begonnene Untersuchung 1) war es ursprünglich meine Absicht gewesen, zunächst eine Darstellung der die Contraktion des Herzens begleitenden elektrischen Vorgänge zu geben. Während der darauf bezüglichen Arbeiten stiess ich indess auf Thatsachen von allgemeinerer Bedeutung, welche meine Aufmerksamkeit nach anderer Richtung ablenkten, und vor jenen Erledigung beanspruchten. Mit ihnen beschäftigen sich die folgenden Zeilen.

Einleitung. Versuche am Froschherzen.

Unter den mannichfaltigen Erscheinungen, durch welche der Herzmuskel sich in elektromotorischer Beziehung von gewöhnlichen quergestreiften Muskeln unterscheidet, macht

1) De electromotorische verschynselen der spierzelfstandigheid van het hart. Eerste stuk. Onderz. physiol. labor. Utrecht. Derde Reeks III. 1875. S. 101.

sich keine so bemerklich, wie die des schnellen Sinkens der Kraft zwischen künstlichem Durchschnitt und natürlicher, unverletzter Oberfläche. Schon in der ersten Minute nach dem Anlegen des Schnittes wird die Kraft gewöhnlich im Sinken angetroffen; nach fünf Minuten ist sie (beim Frosch) durchschnittlich auf kaum zwei Drittel der zu Anfang gemessenen, oft sehr beträchtlichen Höhe, nach einer Stunde oder früher häufig schon auf Null herabgesunken. Diese Erscheinung welche sich ausnahmslos bei den Herzen aller untersuchten Thierarten zeigte, musste zunächst und vor Allem aus zwei Gründen befremden und überraschen. Einmal weil die Kraft der gewöhnlichen quergestreiften Muskeln, deren kontraktile Faserinhalt doch im Bau fast genau mit dem der Herzmuskelzellen übereinstimmt, unter gleichen Umständen nur äusserst langsam sinkt, und zweitens weil Reizbarkeit und Contraktilität, die man doch sonst an Grösse der elektromotorischen Kraft ziemlich entsprechen zu sehen pflegt, offenbar — wenigstens bei den Herzen der Kaltblüter — ausserordentlich viel langsamer als die elektromotorische Wirksamkeit abnehmen.

Der letztere Widerspruch löste sich nun freilich alsbald, als ich fand, dass, so lange das Herz noch reizbar war, Abtragen der alten Schnittfläche, überhaupt Anlegen eines neuen Schnittes genügte, um die Kraft sofort in einer, die anfängliche mitunter erreichenden Höhe wieder erscheinen zu lassen. In Bezug auf den ersten Punkt musste durch diesen neuen Umstand die Erscheinung aber nur noch auffälliger werden, denn nach den Erfahrungen du Bois-Reymonds 1) kann bei gewöhnlichen

1) E. du Bois-Reymond, Ueber die Erscheinungsweise des Muskel- und Nervenstromes u. s. w. Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w. 1867, p. 306 u. fg.

Muskeln der einmal gesunkenen Kraft durch Anfrischen des Querschnitts nicht aufgeholfen werden. Das abweichende Verhalten des Herzens musste nicht am Wenigsten vom Standpunkte der Molekularhypothese aus interessiren und befremden. Interessiren, denn es schien, als ob man hier die Entwicklung der parelektronomischen Schicht auf der That ertappt habe; befremden, weil zunächst unerklärlich schien, wesshalb diese parelektronomische Schicht sich unter gleichen Verhältnissen nicht ebensogut auch bei gewöhnlichen quergestreiften Muskeln entwickeln solle. In diesen Betrachtungen lag der nächste Anstoss zu den hier folgenden Untersuchungen.

Ich stelle zunächst die Hauptthatsachen fest. Die Methoden zu ihrer Beobachtung waren im Allgemeinen die gewöhnlichen: Ableitung in der feuchten Kammer mittelst unpolarisirbarer Electroden zum Spiegelgalvanometer und Messung der Kraft mittelst des Compensationsverfahrens von du Bois-Reymond. Einige besondere Maassregeln werden durch die ausserordentlich grosse Empfindlichkeit der Herzoberfläche gegen äussere, namentlich mechanische Eingriffe, nothwendig gemacht. Jede Stelle der Herzoberfläche wird, wie ich anderwärts 1) mittheilte, schon infolge scheinbar ganz nichtssägender mechanischer Einwirkungen, beispielsweise eines leisen Stosses oder Druckes mit der weichen Thonspitze, merklich negativ. Läsionen, die nicht so stark sind, dass sie eine Contraktion oder gar eine nachhaltige sichtbare Veränderung an der Herzoberfläche hervorbrächten, können Spannungsunterschiede

1) De electromotorische verschynselen der spierzelfstandigheid van het hart. Eerste stuk. Onderzoek. gedaan in het physiolog. laborat. der Utrechtsche hoogeschool. Derde Reeks. III, 1875, p. 107 u. flg.

von 0.01 D. hervorrufen 1). Je frischer und reizbarer das Herz, desto grösser ist die Wirkung. Es muss also jede unsanfte, überhaupt jede nicht unumgänglich nöthige Berührung des Herzens durchaus vermieden werden und namentlich auch das Anlegen der Elektroden äusserst sanft geschehen. Letzteres erreicht man am Besten, wenn man den Thonelektroden ein weiches Läppchen als ableitende Spitze anfügt. Ich benutze dazu meist ein Stück Mesenterium vom Frosch.

Auch auf die Flüssigkeit, mit der die ableitende Spitze getränkt ist, hat man zu achten, denn gegen chemische Einflüsse erweist sich die Herzoberfläche gleichfalls höchst empfindlich. Wie anderwärts erwiesen sich Blut, Blutserum und, wenigstens nahezu, auch Kochsalzlösungen von 0.6—1 % als indifferent. Dünnere Kochsalzlösungen machen die berührte Stelle negativ, um so stärker je verdünnter sie sind, stärkere Lösungen wirken in entgegengesetztem Sinne, doch wächst die Positivität nur langsam mit der Concentration, was in Uebereinstimmung mit du Bois-Reymonds 2) Befunden an gewöhnlichen Muskeln ist.

1) Diese Empfindlichkeit des Herzens in elektromotorischer Beziehung ist unstreitig erheblich grösser als die gewöhnlicher Muskeln, was wohl hauptsächlich in der specifischen Beschaffenheit der reizbaren Substanz, nicht nur auf dem Mangel schützender Sarkolemma beruht. Sie steht ohne Zweifel in causalem Zusammenhang mit der anderen Thatsache, dass der Herzmuskel schon durch viel schwächere mechanische Reize zur Contraktion veranlasst wird, als gewöhnliche Muskeln.

2) E. du Bois-Reymond, Ueber die elektromotorische Kraft der Nerven und Muskeln. Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w., 1867, p. 483. Hier ergab sich die Kraft zwischen Quer- und Längsschnitt bei Ableitung mit concentrirter Kochsalzlösung

Wendet man sich unter stetiger Beachtung dieser Erfahrungen an die Untersuchung des Verhaltens künstlicher Durchschnitte, so bestätigt man zunächst die alte Angabe, dass jeder künstlich hergestellte Durchschitt sich negativ gegen die natürliche Oberfläche des Herzens verhält. Zugleich aber bemerkt man, dass die Grösse der Kraft von sehr zahlreichen Umständen abhängt, von denen wiederum als der weitaus einflussreichste sich sogleich die Zeit bemerklich macht, welche seit Anlegen des Schnittes verfloss. Der Einfluss dieses einen Umstandes ist so bedeutend, dass er alle übrigen überragen und maskiren kan. Man begreift, dass hierdurch der Nachweis und namentlich die quantitative Untersuchung anderer Abhängigkeiten im höchsten Grade erschwert wird.

Schneidet man den Ventrikel nahe der Basis quer durch, so dass er definitiv zu schlagen aufhört, trägt man dann die gewöhnlich sich etwas nach innen umschlagenden Schnittländer schnell mit der Scheere ab, um vor Einmischung natürlichen Längsschnitts an der Wundfläche möglichst geschützt zu sein, und leitet man nun mässig breit von letzterer und von der unversehrten Herzspitze oder deren nächster Umgebung ab, so erhält man innerhalb der ersten Minute nach Anlegen des Schnittes bei sonst gesunden, erwachsenen Fröschen Kraftwerthe, die gewöhnlich zwischen 0.025 D. und 0.04 D. liegen. Werthe unter 0.02 D. und über 0.05 D. sind selten. Im Mittel aus 47 möglichst gleichartig angestellten Versuchen fand ich 0.0311 D. — Aehnliche Werthe erhält

im Mittel aus 14 Versuchen zu 0.060, mit gewöhnlichem Kochsalzthon (ca. 0.75 %) zu 0.056, mit destillirtem Wasser (Mittel aus 16 Versuchen) zu 0.039 D.

man, wenn die Schnittfläche anders gelegt wird, etwa an der Spitze oder parallel der Längsaxe der Kammer oder schräg, wobei dann jedesmal der von der Schnittfläche soweit wie möglich entfernte Punkt der natürlichen Oberfläche des Ventrikels als zweite Ableitungsstelle dient.

Die einzelnen Punkte eines jeden künstlichen Schnittes verhalten sich, was nicht befremden kann, ziemlich verschieden und zwar folgt die Vertheilung der Spannungen keinem einfachen Gesetz, wie etwa an künstlichen Durchschnitten regelmässig gebauter willkürlicher Muskeln. Nur ganz im Allgemeinen zeigt sich, dass die Negativität gegen die natürliche Oberfläche hin abnimmt. Keineswegs aber lässt sich der Ort grösster Negativität mit Sicherheit vorausbestimmen. Bei dem höchst verwickelten Faserverlauf im Herzen kann diess nicht Wunder nehmen. Dazu kommt, dass die Schnittfläche in der Regel nicht ganz glatt, sondern höckerig ist, indem die der Schnittfläche mehr parallel verlaufenden Muskelbalken sich infolge des Erstarrens hervorwulsten, die senkrecht dazu laufenden sich zurückziehen. In Uebereinstimmung hiermit begegnet man bei sehr spitzer Ableitung von der Schnittfläche nicht selten dicht beisammen Punkten von sehr beträchtlichem Spannungsunterschiede (0.01 D. und darüber). Kräfte von 0.08 D. können unter solchen Umständen gemessen werden. Hier mögen auch Neigungsströme in Spiele sein. Sehr deutlich können diese sich verrathen, wenn man direkt mittelst Thonspitzen (ohne Bindegewebsläppchen) spitz vom Querschnitt ableitet und nun beim allmählichen Schrumpfen des Herzens die an der Thonspitze klebende Muskelpartie kegelförmig hervorgezogen wird 1).

1) Vgl. E. du Bois-Reymond, Zusatz zur Lehre von den Neigungsströmen des Muskels. Berliner Monatsberichte 1866. Juni. S. 387.

Die natürliche Oberfläche der Kammer pflegt sich, wenn nirgends Beleidigungen stattfanden, ziemlich isoëlektrisch zu verhalten. Doch nimmt, wie zu erwarten, die Positivität überall nach dem künstlichen Durchschnitt hin ab. Da diese Einmischung des Querschnitts sich schon auf 1—2 Mm. Entfernung vom Schnitttrande fühlbar macht, das Präparat selbst aber nur wenige Millimeter lang und breit ist, hat die Region höchster positiver Spannung oft nur unmessbar kleine Ausdehnung.

Aus alledem folgt für unseren vorliegenden Zweck, Ermittlung des zeitlichen Verhaltens der Kraft, die Nothwendigkeit, von der künstlichen Schnittfläche in möglichst grosser Entfernung von der Wunde abzuleiten. In meinen Versuchen mass die ableitend berührte Fläche am Querschnitt durchschnittlich etwa 2—3 □ Mm., die am Längsschnitt etwa 1 □ Mm.

Unter solchen Umständen nun ist das Bild der Erscheinungen nach dem Anlegen des Schnittes ein sehr gleichförmiges: die Kraft sinkt ununterbrochen bis auf Null oder nahezu Null. Mitunter kommt während der ersten Minuten ein geringfügiges Steigen (um höchstens einige Procente) vor. Regel ist sofortiges Sinken. Diess geschieht in den ersten Minuten mit rasch wachsender, darauf längere Zeit konstant bleibender, endlich wieder abnehmender Geschwindigkeit. Näheres lehrt die folgende Tabelle. In den derselben zu Grunde liegenden Versuchen wurde die Kraft während der ersten 10—15 Minuten gewöhnlich von Minute zu Minute, später in längeren Zwischenräumen gemessen. Zwischen den Messungen war der Kreis geöffnet.

Die elektromotorische Kraft des Froschherzens sank.

binnen 5 Min. im Mittel aus 40 Vers. auf 64.1% (Max. 86.7 Min. 4.59)

„ 10 „ „ „ „ 27 „ „ 43.3 „ („ 69.1 „ 5.0)

binnen 15 Min. im Mittel aus 17 Vers. auf 32.9% (Max. 47.1 Min. 0.0)
 „ 1 Stund. „ „ 22 „ „ 47 „ („ 20.0 „ —2.2)
 „ 24 „ „ „ 21 „ „ 1.1 „ („ 4.0 „ —2.0)

Unter ganz gleichen Bedingungen sank die Kraft des *M. sartorius* vom Frosch 1)

binnen 1 Stunde im Mit. aus 45 Vers. auf 86.1% Max. 113.9 M. 51.1%
 „ 24 „ „ „ 47 „ „ 43.6 „ „ 62.4 „ 8.3 „
 „ 48 „ „ „ 15 „ „ 30.8 „ „ 55.8 „ 5.5 „

Die Dauerhaftigkeit des Muskelstromes erscheint hier-
 nach noch grösser, als nach den Versuchen von du Bois-
 Reymond 2). In diesen letzteren Versuchen, welche
 — und das erklärt vielleicht den Unterschied — im
 December im geheizten Zimmer angestellt wurden, sank
 die Kraft eines einzelnen querdurchschittenen Oberschen-
 kelmuskels (*Sartorius* und *Gracilis*) im Mittel aus 6 Be-

1) Es wurde stets die Kraft gemessen zwischen einem 2 Mm.
 vom Beckenende angelegten reinen Querschnitt und dem natür-
 lichen Längsschnitt im mittleren Drittel der Länge auf der
 breiten Vorderfläche des Muskels. Auch hier dienten stets zwei
 Mesenteriumlappen zur Ableitung. Die Versuche wurden im
 August, September und October an mittelgrossen und grossen
 Exemplaren von *R. esculenta* angestellt, bei einer Zimmertem-
 peratur zwischen 12 und 25° C. Die Präparation geschah in der
 Weise, dass den Fröschen mittelst einer vom Schädeldach aus
 eingeführten Nadel Gehirn und Rückenmark zerstört und darauf
 die Haut von der Beugeseite des Oberschenkels mit der Schere
 entfernt wurde, ohne Berührung der darunter liegenden Mus-
 keln. Der *Sartorius* ward vom Knieende her lospräparirt. Mus-
 keln die beim Durchschneiden in anhaltenden Tetanus verfielen,
 blieben unbenutzt. Sie kamen übrigens nur zweimal unter 50
 Fällen vor. Zwischen den einzelnen Kraftmessungen lagen die
 Muskeln unberührt von den Elektroden auf einer Glasplatte in
 der feuchten Kammer.

2) E. du Bois-Reymond, Ueber die Erscheinungsweise etc.
 l. c. p. 308 flg.

obachtungen binnen 30 Minuten auf etwa 0.75, binnen 60 Minuten auf 0.59 ihres anfänglichen Werthes. Immerhin aber erfolgte somit das Sinken noch sehr viel langsamer als am durchschittenen Kammermuskel nach unseren Versuchen.

Man sieht sofort ein, dass dieser Unterschied in der Geschwindigkeit der Kraftabnahme beider Muskelarten eine ganz spezifische Ursache haben muss. Offenbar darf man ihn nicht daraus erklären wollen, dass der Herzmuskel unter den angegebenen Bedingungen viel schneller als die Stammmuskeln Reizbarkeit und Contractilität einbüsse. Der in diesem Punkte vorhandene Unterschied, wenn er überhaupt besteht, was erst noch zu beweisen wäre, ist jedenfalls viel zu geringfügig. Zudem ist nichts leichter, als sich zu überzeugen, dass Herzpräparate, deren Kraft im Lauf von $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde auf Null gesunken, noch auf sehr schwache Reize mit sehr grossen, kräftigen Contraktionen reagieren können. Ein gewöhnlicher quergestreifter Muskel zeigt keine Spur von Reizbarkeit mehr, wenn die Kraft seines künstlichen Querschnittes auf Null abgenommen hat. Die Reizbarkeit kann hier sogar schon völlig unmerklich geworden sein, wenn die elektromotorische Kraft noch mehr als 30% des Anfangwerthes misst.

Dass beim Herzen ein ganz besonderer Umstand im Spiele ist, wird sofort durch die im Eingange bereits erwähnte Thatsache bewiesen, dass Anfrischen des Querschnitts die Kraft des Herzens sofort sehr beträchtlich hebt, bezüglich die bereits verschwundene wieder hervorruft, wie denn überhaupt jeder neue Querschnitt, gleichviel wie und wo er angelegt wird, sich stark negativ gegen einen vor längerer Zeit angefertigten Schnitt verhält. Sicher tritt dieser Erfolg ein, so lange das Herz noch

reizbar ist, aber auch späterhin bleibt das Anfrischen noch lange Zeit im selben Sinne wirksam. Unter den gleichen Bedingungen vermag Anfrischen des Querschnitts die einmal gesunkene Kraft gewöhnlicher Muskeln nicht oder doch nur unbedeutend zu heben.

Die Kraft der Froschherzkammer hob sich infolge des Anfrischens.

in 6 Vers. nach 5—15 Min. von 27.0% auf 100.1% Zuwachs + 73.8%.

" 8	"	"	30	"	"	5.8	"	64.8	"	+ 59.0	"
" 22	"	"	1 Std.	"	"	4.7	"	70.7	"	+ 66.0	"
" 5	"	"	4	"	"	3.8	"	45.3	"	+ 42.5	"
" 13	"	"	24	"	"	2.9	"	47.2	"	+ 44.3	"

Wie man sieht, ist der durch das Anfrischen bewirkte Kraftzuwachs zu jeder Zeit positiv und zugleich höchst bedeutend, wenn schon die durch das Anfrischen zu erzielende Kraft — wir wollen sie die latente nennen, im Gegensatz zu der manifesten des vorhergehenden Querschnitts — im Laufe der Zeit abnimmt. Nicht nur der durchschnittliche Zuwachs war zu den angegebenen Zeiten stets positiv, auch der Zuwachs in jedem einzelnen Falle. Die beobachteten Maxima und Minima des Zuwachses betrugen beim Anfrischen nach 5—15 Min. 122.4 resp. 42.0, nach 30 Min. 101.7 resp. 41.6, nach 1 Stunde 141.0 resp. 40.0, nach 4 Stunden 55.2 resp. 34.3, nach 24 Stunden 73.6 resp. 22.1 % des anfänglichen, unmittelbar nach Präparation des Herzens und Anlegen des ersten Schnittes 1) gemessenen Kraftwerthes.

Ohne Zweifel würde der Zuwachs durchschnittlich noch bedeutender ausgefallen sein, wenn nicht durch das Abtragen von Muskelsubstanz beim Anfrischen das ohnehin

1) Der erste Schnitt war in allen Fällen parallel der Basis der Kammer geführt. Das Anfrischen geschah durch Abtragen einer möglichst dünnen Schicht mittelst der Scheere.

schon kleine Präparat noch verkürzt und dadurch die Ableitungsstelle am Längsschnitt in höherem Maasse der Einmischung des Querschnitts ausgesetzt worden wäre. Mit Rücksicht auf diesen Umstand verdient es besondere Betonung, dass niemals nach dem Anfrischen ein geringerer Kraftwerth als zuvor beobachtet ward.

Ueber den Einfluss, den das Anfrischen des Querschnittes auf die gesunkene Kraft gewöhnlicher Muskeln ausübt, liegen ältere und neuere Mittheilungen von du Bois-Reymond vor. Die älteren Versuche schienen für eine Hebung der Kraft durch das Anfrischen zu sprechen. Späterhin überzeugte sich du Bois-Reymond, dass hier eine Täuschung durch Polarisirung der Elektroden vorlag. „Ich finde jetzt,“ sagt er 1), „dass nach Anfrischen des Querschnittes der Strom zuweilen genau dieselbe Grösse zeigt wie vorher; andere Male bemerkt man eine geringe Zunahme. Allein diese Schwankungen sind nicht grösser als die“ — „die sich beim blossen Abheben und Wiederauflegen ohne Erneuerung des Querschnittes kundgeben“.

Meine eigenen Versuche lehrten, dass es hier sehr auf die Bedingungen ankommt, unter denen sich die Muskeln nach dem Anlegen des ersten Querschnitts befinden. Unter den nämlichen Bedingungen, wie in den entsprechenden, eben mitgetheilten Versuchen am Herzen, bei Muskeln also die dem soeben durch Zerstörung der grossen Centra getödteten Thiere entnommen und auf einer Glasplatte im vollkommen feuchten Raume bei gewöhnlicher Temperatur aufbewahrt wurden, erweist sich im Mittel aus einer grösseren Zahl von Beobachtungen das Anfrischen allerdings, wenn auch nicht absolut, doch

2) Ueber die Erscheinungsweise u. s. w. l. c. p. 307.

im Vergleich zum Herzen wirkungslos. Dies lehrte die folgende Tabelle, welche die Resultate einiger im Mai und October am Sartorius gesunder mittelgrosser Exemplare von *Rana esculenta* angestellter Versuchsreihen enthält. Der künstliche Querschnitt wurde in 2—4 Mm. Entfernung vom obern, seltener vom unteren Ende des Muskels angelegt, der abgeleitete Längsschnittspunkt lag 12—15 Mm. vom Querschnitt, so dass dieser auch nach dem Anfrischen (durch Abtragen einer 1—2 Mm. dicken Muskelscheibe) sich nicht wohl störend einmischen konnte. Vom Querschnitt wurde selbstverständlich so breit wie möglich, vom Längsschnitt in einer Ausdehnung von etwa 3 □ Mm. abgeleitet.

Es sank, resp. stieg nun die Kraft des Sartorius infolge des Anfrischens

in 27 Vers.	nach	1 Stunde	von 82.9	auf 80.1%	Zuwachs	— 2.8
„ 33	„	24	„	38.7	„ 42.6	„ + 3.9
„ 15	„	48	„	30.8	„ 31.3	„ + 0.5

In den 27 Versuchen nach 1^h war der Zuwachs 19 mal negativ, 3 mal positiv, 5 mal unmerklich; nach 24 Stunden erwies er sich unter 33 Fällen nur 3 mal negativ, dagegen 29 mal positiv, 1 mal unmerklich. Von den 15 Versuchen nach 48 Stunden ergaben 5 negativen, 6 positiven, 4 unmerklichen Zuwachs. — Die Maxima und Minima des Zuwachses betrugen beiläufig nach 1 Stunde + 6.2 und — 9.7, 24^h + 9.4 und — 3.1, nach 48^h + 6.1 und — 2.8% des Anfangswerthes.

Hier zeigt sich also nur nach 24 Stunden langem Liegen des Muskels in der feuchten Kammer eine unzweifelhafte Hebung durch das Anfrischen. Sie ist jedoch im Vergleich zu der beim Herzen beobachteten Wirkung so unbedeutend, dass wir sie vorläufig ausser Acht lassen dürfen.

Mit Sicherheit lässt sich jetzt soviel behaupten, dass das Sinken der Kraft künstlicher Durchschnitte des Froschherzens eine allgemeine, an allen Punkten der Muskelsubstanz wirksame und eine örtliche, am Querschnitt wurzelnde Ursache haben muss. Die erstere ist ohne Zweifel in der Selbstzersetzung der Muskelsubstanz zu suchen, die nach Entfernung des Herzens aus dem Körper unaufhaltsam fortschreitet und wie zur Vernichtung der Reizbarkeit und Contraktilität schliesslich auch zur Vernichtung der elektromotorischen Wirksamkeit führen muss. Dass innere Polarisirung nicht merklich im Spiele ist, war von vorneherein sehr wahrscheinlich. Ich unterliess jedoch nicht, mich durch besondere Versuche hiervon zu vergewissern, wobei ich mich nur derselben Versuchsweisen zu bedienen brauchte, welche du Bois-Reymond 1) zur Ermittlung eines etwaigen Einflusses der inneren Polarisirung auf das Sinken der Kraft gewöhnlicher Muskeln anwandte. Es wurden dementsprechend an Herzen, die sich unter übrigens möglichst gleichen Bedingungen befanden, vergleichende Versuchsreihen über das Sinken der Kraft zwischen künstlichem Querschnitt an der Basis und natürlichem Längsschnitt an der Spitze während der ersten halben Stunde nach Anlegen des Schnittes angestellt, wobei entweder 1) der Kreis dauernd geschlossen gehalten, oder 2) dauernd offen gelassen wurde (ausser zu den Zeiten der Kraftmessung) oder 3) der Kreis dauernd geschlossen war aber die Kraft beständig compensirt wurde, oder 4) das Herz nur von Zeit zu Zeit in möglichst gleicher Weise ableitend berührt ward, oder endlich 5) der Kreis abwechselnd fünf Minuten geschlossen

1) Ueber die Erscheinungsweise u. s. w. l. c. p. 269.

und fünf Minuten offen gehalten wurde. In allen Fällen wurde die Kraft von fünf zu fünf Minuten gemessen. Der Verlauf des Sinkens erwies sich nun bei allen fünf Versuchsweisen im Durchschnitt aus je fünf Versuchen gleich. Nach Ablauf einer halben Stunde mass die Kraft im Mittel aus jeder Versuchsreihe etwa 10—15 % des Anfangswerthes.

Die Versuche lehren nun zugleich, dass die örtliche, am Querschnitt wurzelnde Ursache der Kraftabnahme nicht in einer äusseren Polarisirung gesucht werden darf. Welches ist nun aber diese Ursache, deren Wirkung sich so ausserordentlich viel schneller und stärker geltend macht als die, welche von der allgemeinen Selbstzersetzung der Herzubstanz herrührt?

Es ist von vorneherein unwahrscheinlich, dass sie in einer Eigenthümlichkeit der Substanz der Herzmuskulaturelemente begründet sei. Diese Substanz zeigt sich im Mikroskop in derselben Weise wie die gewöhnlicher Muskelfasern aus abwechselnden Lagen einfach und doppelt brechender Theilchen zusammengesetzt, in welchen wie bei jenen noch Querscheiben, Mittelscheibe und Zwischenscheibe mit ihren Eigenthümlichkeiten zu erkennen sind. Ebensowenig wie aus dem morphologischen lässt sich aus dem physikalischen Verhalten, der chemischen Struktur oder den physiologischen Erscheinungen der Herzmuskulaturelemente eine Berechtigung herleiten zur Erwartung so bedeutender und eigenthümlicher Unterschiede im elektromotorischen Verhalten, wie sie zwischen Herz und gewöhnlichen Muskeln bestehen, um so weniger als die postmortalen Veränderungen der latenten elektromotorischen Kraft für beide Arten von Muskelementen, wie die oben mitgetheilten Tabellen lehren, im Wesentlichen übereinstimmen. Die latente Kraft des Herzens

sank binnen 24 Stunden auf 47.2, die des Sartorius in derselben Zeit auf 43 % des Anfangswerthes. Wir sind somit verpflichtet, ehe wir eine grundsätzliche Verschiedenheit in der Substanz beider Arten quergestreifter Muskelelemente zur Erklärung ihres abweichenden elektromotorischen Verhaltens annehmen, uns nach anderen Erklärungsmöglichkeiten umzusehen..

An die unlängst von du Bois-Reymond 1) beschriebene „terminale Nachwirkung“ darf natürlich nicht gedacht werden, schon darum nicht, weil die Herzpräparate während der ganzen Versuchsdauer kein einziges Mal zur Zusammenziehung veranlasst wurden. Auch vermisste du Bois-Reymond die terminale Nachwirkung bei künstlichen Querschnitten.

Dagegen ergibt sich nun eine, wie mir scheint, völlig genügende und ungezwungene Erklärung aus der Betrachtung folgender Thatsachen. Das Herz unterscheidet sich von anderen quergestreiften Muskelmassen ausser durch den höchst verwickelten Faserverlauf, der hier von keiner entscheidenden Bedeutung sein kann, sehr wesentlich durch die ausserordentlich viel geringere Grösse seiner morphologischen Elemente: es besteht aus mikroskopisch kleinen Zellen, gewöhnliche Muskeln aus durchschnittlich hundert und mehr mal längeren Fasern. Wie ich früher 2) nachgewiesen habe, verhalten sich die einzelnen Muskelzellen des Ventrikels, obschon während des Lebens physiologisch leitend miteinander verbunden,

1) Ueber die negative Schwankung des Muskelstromes bei der Zusammenziehung. Archiv für Anatomie, Physiologie u. s. w. 1876 pag. 134 ff.

2) Ueber die Leitung der Erregung im Herzmuskel. Pflügers Archiv Bd. 11. 1875. S. 465.

beim Absterben als durchaus selbständige Individuen. Es gilt für die Kammermuskulatur dasselbe Gesetz 1), wie für andere animale Zellenketten (glatte Muskeln, Nervenfasern, Flimmerepithelien): die einzelnen Zellen vermögen sich zwar während des Lebens den Erregungsvorgang durch Contact mitzutheilen, sterben aber jede für sich ab. Der Tod schreitet nicht von Zelle auf Zelle fort. Der durch den Schnitt hervorgerufene Erstarrungsprocess wird somit beim Herzen in sehr geringer Entfernung von der Wunde zum Stehen kommen, also aller Wahrscheinlichkeit nach sehr viel früher abgelaufen sein, als bei gewöhnlichen Muskeln, wo er im Allgemeinen eine ausserordentlich viel längere Strecke zu durchlaufen hat, ehe er das Ende der verletzten Fasern erreicht. Nur unter dieser Annahme erklärt sich u. a. die That-
sache, dass mikroskopisch kleine, isolirt in Serum aufbewahrte Herzmuskelstückchen vom Frosch viele Stunden, ja einige Tage lang noch reizbar bleiben können, ferner das stundenlange Fortbestehen der Reizbarkeit in den mikroskopisch dünnen Muskelbrückchen in dem früher von mir beschriebenen Versuche, welcher die direkte Uebertragung der Erregung im Herzmuskel von Zelle auf Zelle beweist, Dass es wirklich die natürlichen Zelloberflächen sind, an welchen der Erstarrungsprocess zum Stehen kommt, musste schon desshalb angenommen werden, weil — wenigstens an der Ernährung durch das Blut entzogenen Präparaten wie den unsrigen — jeder Grund fehlt, wesshalb die Starre innerhalb der einzelnen, durch die Verletzung partiell getödteten Zellen zum Stillstand kommen sollte. Bei gewöhnlichen Mus-

1) Ibid. S. 475. Vgl. ferner: Ueber Degeneration von Nervenfasern. Onderzoek. physiol. laborat. D. Reeks. IV. p. 181. 1876.

kelfasern, die dem Kreislauf entzogen sind, geschieht diess nicht und ebenso lässt sich bei Nervenfasern auf's Handgreiflichste nachweisen, dass es erst die Zellengrenzen (Ranvier's Einschnürungen) sind, welche dem von der Wunde aus fortschreitenden Tode Einhalt thun. Zudem lässt sich auch für's Herz dasselbe mikroskopisch nachweisen, obschon die Untersuchung hier mühsamer ist und aus naheliegenden Gründen nicht zu so schlagenden Bildern führen kann wie bei den markhaltigen Nerven. Untersucht man nämlich $\frac{1}{2}$ bis 1^h nach Anlegen eines Schnittes oder später, die unmittelbar an dem Schnitt gelegenen erstarrten Partien des Herzfleisches in indifferenten Flüssigkeiten oder Osmiumsäure von 1 %, so zeigen sich hier alle oder doch die meisten Zellen sehr deutlich als ziemlich stark lichtbrechende auch wohl trübe Spindeln, durch mitunter messbar breite, helle Linien (den optischen Ausdruck von Spalten) von einander getrennt. Offenbar sind die Zellen beim Erstarren auf ein kleineres Volumen zusammengeschrunpft, jede als ein Ganzes für sich, und haben dabei Flüssigkeit (Muskelserum) zwischen sich ausgepresst. Aber schon in geringer Entfernung, oft nur $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Mm. von der Schnittfläche, erscheinen noch viele Stunden ja einen Tag und länger nach Anlegen des Schnittes, die Muskelbalken wie im ganz normalen reizbaren Zustande homogen, ohne Andeutungen der Zellengrenzen. Die erstarrte und normale Partie grenzen sich mittelst der Zellenumrisse scharf von einander ab. Ohne Zweifel also wird die Demarkationsfläche zwischen lebendiger und todter Muskelsubstanz schliesslich durch die natürlichen Oberflächen der nicht direkt verletzten Zellen gebildet.

In diesen Thatsachen liegt nun der Schlüssel zur Erklärung des raschen Sinkens der Negativität und der

günstigen Wirkung des Anfrischens künstlicher Durchschnitte des Froschherzens. Und zwar erscheint es zunächst ziemlich, wenn schon nicht völlig, gleichgültig ob man sich bei diesem Erklärungsversuche auf den Standpunkt der Molekularhypothese stellt oder mit Hermann im Contact absterbender und lebendiger Muskelsubstanz die Elektrizitätsquelle sucht. Hermann's Hypothese ist isofern entschieden im Vorthail als sie ohne irgend welche weitere Voraussetzungen die Erscheinungen erklärt. Denn es versteht sich nach ihr von selbst, dass mit dem allmählichen Erlöschen des Absterbens am Querschnitt auch die Elektrizitätsentwicklung allmählich erlöschen muss, wie es sich nach ihr auch von selbst versteht, dass Anfrischen, falls der Schnitt in's noch nicht Erstarnte fällt, die Kraft wieder hervorrufen, bezüglich heben muss.

Die Erklärung vom Standpunkt der Molekularhypothese gestaltet sich verwickelter. Nachdem die verwundeten Zellen abgestorben und damit elektromotorisch unwirksam geworden sind, kommen die zunächst darunter liegenden Zellen mit ihren der Schnittfläche zugekehrten natürlichen Oberflächen zur Wirkung. Diese Oberflächen sind zum Theil natürliche Längsschnitte 1) (am reinsten an den der Wunde parallel verlaufenden Fasern), zum Theil natürliche Querschnitte (am reinsten an den senkrecht auf der Demarkationsfläche stehenden Zellen). Setzen wir den für die Molekularhypothese denkbar ungünstigsten einfacheren Fall, dass alle Zellen senkrecht zur Schnittfläche stünden. Man hätte es dann am Querschnitt mit der Wirkung aller in die abgestorbene

1) Strenger natürliche Schrägschnitte, wegen der im Allgemeinen spindelförmigen Gestalt der Zellen.

Substanz hineinragenden Zellenhälften zu thun. Jede einzelne Muskelzelle kann man sich der Einfachheit halber als einen schlanken Doppelkegel denken, dessen beide Spitzen durch eine sehr kleine Fläche quer abgestutzt sind. An einem solchen Elemente würde der Aequator (der Umfang der gemeinschaftlichen Basis der beiden Kegel) das Maximum der positiven, jede Spitze ein Maximum negativer Spannung zeigen müssen. Auf dem Kegelmantel würde wegen der treppenförmigen Anordnung und der dadurch bedingten säulenartigen Wirkung der oberflächlichen Moleküle die positive Spannung vom Aequator nach den Spitzen zu allmählich abnehmen müssen. Es würden also an der Wunde nach Ausbildung der definitiven Demarkationsfläche die Endflächen der Kegel als reine Querschnitte, und die Kegelmäntel als Schrägschnitte zur Wirkung kommen. Da die Kegel, wie das Mikroskop lehrt, im Allgemeinen sehr spitz, also mit nahezu punktförmigen Endflächen endigen, und durch verhältnissmässig breite, mit leitender unwirksamer Masse (der Substanz der abgestorbenen Zellen) gefüllte Zwischenräume von einander getrennt sind, wird der von der Negativität der Endflächen herrührende Antheil an der Negativität des Gesamtquerschnitts absolut genommen nur gering sein können. Und dasselbe muss, nur in noch viel höherem Maasse, auch von dem von den Kegelmänteln herrührenden Antheile gelten, da diese obschon Schrägschnitte, doch, wegen ihrer äusserst geringen Neigung gegen die Längsaxe der Zellen, reinen Längsschnitten nahezu gleich gesetzt werden dürfen. Bedenkt man nun, dass in Wirklichkeit nur ein kleiner Theil in der hier vorausgesetzten wirksamsten Anordnung, senkrecht zum Gesamtquerschnitt, gelagert ist, so scheint es als ob man nicht noch besonderer Hilfsannahmen bedürfte um

vom Standpunkt der Molekularhypothese aus das rasche Sinken der Kraft auf einen kleinen Bruchtheil der durch Anfrischen noch zu erzielenden Grösse zu erklären. Wenn gleichwohl Jemand unter Berufung auf die grosse Kraft frischer Durchschnitte behaupten wollte, dass trotz aller angeführten Umstände der künstliche Durchschnitt immer noch merklich negativ bleiben müsse, so lange eine erhebliche latente Kraft vorhanden sei, so würde man ihn vom Standpunkt der Molekularhypothese aus nicht schlagend widerlegen, wohl aber nun mit der neuen Annahme bekämpfen können, dass jede einzelne unversehrte Zelle wenigstens an ihren Endflächen mit einer parelektronomischen Schicht bekleidet sei.

In der That wird eine solche Annahme von jenem Standpunkte aus unabweislich, wenn man nicht beim Froschherzen stehen bleibt, sondern auch die Herzen anderer Thiere, ferner die glatten Muskeln und insbesondere die Nervenstämme in den Kreis der Untersuchung zieht. Alle diese Organe sind nach demselben Princip wie das Froschherz aus kurzen, isolirt absterbenden Zellen aufgebaut. Bei ihnen allen wird man es also einige Zeit nach Anlegen eines Querschnittes an der Wundfläche nur oder doch wesentlich mit der Wirkung der zunächst unter den abgestorbenen Zellen liegenden unversehrten Elemente zu thun haben. Man wird also aus der Untersuchung des postmortalen Verhaltens der Kraft und insbesondere des Erfolges des Anfrischens künstlicher Querschnitte Aufschluss über die elektromotorischen Eigenschaften der unversehrten Zellenoberflächen im Inneren der genannten Gewebe erwarten dürfen. Wir wenden uns dem entsprechend zur Lösung dieser Aufgabe.

Versuche am Herzen anderer Thiere.

In Betreff der Versuchsweise gilt das beim Frosch Gesagte. Die Thiere wurden dekapitirt und das Herz so schnell und so vorsichtig wie möglich herausgenommen und unterhalb der Vorkammergrenze durchschnitten um die spontanen Zuckungen zu sistiren. Nur die Ventrikel wurden geprüft. Bei einer Anzahl von Thieren wurden vergleichshalber die zeitlichen Aenderungen der Kraft künstlicher Querschnitte an den gewöhnlichen Muskeln mit untersucht.

Im Allgemeinen ergab sich dasselbe wie beim Frosch: erstens erheblich schnelleres Sinken der manifesten Kraft des Herzens als der Kraft gewöhnlicher Muskeln, zweitens beim Herzen sehr beträchtliche Hebung der Kraft durch Anfrischen des Querschnitts, Wirkungslosigkeit dieser Operation bei den gewöhnlichen Muskeln.

Das erstere Resultat erhellt aus einer Vergleichung der folgenden beiden Tabellen.

Es sank die Kraft zwischen künstlichem Querschnitt an der Basis und der natürlichen Oberfläche an der Spitzte des Herzens von

Anguilla fluvia- in 1 Versuch binnen 5 Min. auf 41.1% des Anfangsw.						
tilis	„ 1	„	„	10	„	18.1
Ek 1)=0.0265 D.	„ 1	„	„	15	„	2.7
Triton cristatus „ 1 „ „ 5 „ „ 36 30/0 des Anfangsw.						
Ek=0.0124 D.						
Tropidonotus „ 1 „ „ 5 „ „ 77.7						
natrix	„ 1	„	„	10	„	63.9
Ek=0.036 D.						

1) Hier und im Folgenden wird unter Ek immer der durchschnittliche Anfangswerth der Kraft, wie er sich als Mittel aus allen in die Tabelle aufgenommenen Versuchen ergab, verstanden.

Testudo graeca in 1 Versuch binnen 5 Min. auf 77.3

Ek = 0.022 D. „ 1 „ „ 30 „ „ 36.4

Columba livea „ 6 „ „ 5 „ „ 66.0 Max. 75.1 Min. 55.9

Ek = 0.0458 D. „ 9 „ „ 10 „ „ 44.8 „ 68.1 „ 8.3

„ 4 „ „ 10-20 „ „ 43.1 „ 55.6 „ 25.0

Cygnus olor „ 1 „ „ 5 „ „ 50

Ek = 0.0168 D. „ 1 „ „ 10 „ „ 45.9

„ 1 „ „ 20 „ „ 35.0

Mus musculus „ 7 „ „ 5 „ „ 35.0 „ 58.9 „ 25.6

var. albino „ 8 „ „ 10 „ „ 19.0 „ 42.8 „ 0.0

Ek = 0.040 D. „ 7 „ „ 15 „ „ 12.7 „ 19.0 „ 0.0

„ 3 „ „ 30 „ „ 6.6 „ 12.9 „ 0.0

Mus rattus „ 14 „ „ 5 „ „ 53.3 „ 86.3 „ 28.9

var. albino „ 14 „ „ 10 „ „ 33.2 „ 55.3 „ 23.7

Ek = 0.0446 D. „ 10 „ „ 15 „ „ 20.9 „ 38.2 „ 6.1

Lepus cuniculus „ 11 „ „ 5 „ „ 79.5 „ 88.7 „ 44.7

Ek = 0.0363 D. „ 10 „ „ 10 „ „ 60.4 „ 79.2 „ 24.5

„ 9 „ „ 15 „ „ 42.0 „ 64.6 „ 19.2

„ 5 „ „ 30-60 „ „ 26.7 „ 31.3 „ 20.4

Dagegen sank resp. hob sich unter möglichst gleichen Umständen die Kraft zwischen künstlichem Querschnitt und natürlichem Längsschnitt gewöhnlicher Muskeln 1) bei

Anguilla fluviatilis in 7 Vers. binnen 5 Min. auf 93.9 Max. 120.0 Min. 75.0

(Seitenrumpfmuskeln) „ 7 „ „ 10 „ „ 79.9 „ 111.0 „ 50.0

„ 7 „ „ 15 „ „ 79.4 „ 120.0 „ 45.0

Ek = 0.0276 D. „ 7 „ „ 75 „ „ 48.4 „ 63.3 „ 18.8

Testuda graeca „ 2 „ „ 5 „ „ 102.7 „ 108.5 „ 96.9

(Brustmuskeln) „ 2 „ „ 10 „ „ 104.7 „ 113.3 „ 96.1

Ek. = 0.0291 D. „ 2 „ „ 15 „ „ 104.1 „ 113.0 „ 95.2

„ 2 „ „ 20 „ „ 102.4 „ 111.1 „ 93.8

„ 1 „ „ 40 „ „ 91.6

„ 1 „ „ 2 Std. „ 57.7

„ 2 „ „ 24 „ „ 27.5 „ 28.4 „ 26.6

1) Den Muskelpräparaten wurden durchschnittlich die Dimensionen eines grossen Froschventrikels gegeben.

	in 3	Vers.	innen 5	Min. auf 83.5	Max. 85.3	Min. 83.5
<i>Columba livea</i>	3					
Brust- u. Oberschen-	3		10	70.5	71.2	69.7
kelmuskeln	3		15	62.0	63.1	60.6
Ek=0.076 D.	3		20	53.6	55.7	51.9
	5		60	22.6	33.6	15.4
<i>Mus musculus</i>	4		5	88.7	105.6	80.4
var. albino Ober-	4		10	89.7	104.2	83.7
schenkelmuskeln	4		15	79.7	88.9	67.4
Ek=0.030 D.	4		4 Std.	16.5	34.7	8.8
<i>Mus rattus</i>	6		5 Min.	88.5	98.4	82.4
var. albino	6		10	81.9	89.1	73.2
Adduktoren des	6		15	77.4	83.3	69.5
Oberschenkels	6		60	52.0	67.2	44.8
Ek=0.0424 D.						
<i>Lepus cuniculus</i>	8		5	80.8	92.9	71.8
Adduktoren des	8		10	72.4	82.5	54.9
Oberschenkels	8		15	63.5	74.8	49.3
Ek=0.0423 D.	8		60	42.6	60.2	19.1
	8		24 Std.	0.0	0.0	0.0
Infolge des Anfrischens, durch Abtragen einer dünnen Scheibe Muskelsubstanz mit der Scheere, hob sich die Kraft des Herzens von						
<i>Anguilla in 1</i>	Vers. nach	15	Min. von 2.7%	auf 71.7%	Zuwachs	+ 69.0%
<i>fluviatilis.</i>	1		30	0.0	53.6	+ 53.6
	1		1h 30	0.0	43.4	+ 43.4
<i>Triton</i>	1		5	36.3	65.7	+ 29.4
<i>cristatus</i>						
<i>Tropidono-</i>	1		20	61.1	108.9	+ 47.8
<i>tus natrix.</i>	1		1h 20	11.0	50.5	+ 49.5
	1		2h	2.5	39.1	+ 36.6
	1		4h	0.0	11.1	+ 11.1
<i>Testudo</i>	1		35	32.7	53.6	+ 20.9
<i>graeca.</i>	1		50	22.7	44.5	+ 21.0
<i>Cygnus</i>	1		20	35.0	91.4	+ 56.4
<i>olor.</i>	1		45	30.0	68.3	+ 38.3
<i>Pica cau-</i>	1		20	0.0	23.3	+ 23.3
<i>data.</i>						

Columba livea in 4 Vers. nach 10—20 Min. von 43.1% auf 60.9% Zuwachs + 69.0%
 „ 4 „ „ 30 „ „ 0 „ „ 4.2 „ „ + 4.2 „

Ek = 0.0478 D.

Mus musculus var. „ 2 „ „ 10—15 „ „ 5.8 „ „ 11.9 „ „ + 7.1 „
 „ 2 „ „ 15—20 „ „ 25.0 „ „ 47.8 „ „ + 22.8 „
 albino „ 1 „ „ 45 „ „ 15.3 „ „ 31.2 „ „ + 15.9 „
 Ek = 0.04 D. „ 1 „ „ 60 „ „ 11.9 „ „ 21.5 „ „ + 10.6 „
Mus rattus „ 2 „ „ 10—20 „ „ 19.2 „ „ 58.8 „ „ + 39.6 „
 var. albino „ 3 „ „ 20—30 „ „ 24.8 „ „ 64.6 „ „ + 39.8 „
 Ek = 0.0446 D. „ 3 „ „ 30—60 „ „ 11.8 „ „ 55.2 „ „ + 43.4 „
 „ 3 „ „ 1h—2h „ „ 8.9 „ „ 42.1 „ „ + 33.2 „
Lepus cuniculus „ 3 „ „ 10—20 „ „ 40.9 „ „ 59.2 „ „ + 18.3 „
 „ 2 „ „ 20—30 „ „ 27.9 „ „ 71.7 „ „ + 43.8 „
 Ek = 0.0354 D. „ 5 „ „ 30—60 „ „ 25.5 „ „ 48.1 „ „ + 22.6 „

Hingegen gab das Anfrischen gewöhnlicher Muskeln unter übrigen gleichen Umständen entweder negativen oder nur unmerklichen positiven Zuwachs der Kraft: diese sank nämlich, bezüglich stieg infolge des Abtragens einer etwa 1—2 Mm. dicken Scheibe am Querschnitt bei

Columba livea in 3 Vers. nach 20 Min. von 53.6% auf 45.4% Zuwachs — 8.2
 Ober- „ 5 „ „ 60 „ „ 22.6 „ „ 20.3 „ „ — 2.3
 schenkelmus-
 keln.

Ek = 0.0760 D.

Mus musculus var. „ 4 „ „ 15 „ „ 79.7 „ „ 71.5 „ „ — 8.2
 albino. „ 4 „ „ 4 Std. „ „ 16.5 „ „ 4.8 „ „ — 11.7
 Oberschenkel-
 muskeln.

Ek = 0.030 D.

Mus rattus „ 3 „ „ 65 Min. „ „ 50.7 „ „ 42.5 „ „ — 8.2
 var. albino.

Adduktoren des
 Oberschenkels.

Ek = 0.0402 D.

Lepus cuniculus. Adduk- „ 7 „ „ 15 „ „ 65.9 „ „ 66.3 „ „ — 0.4
 toren d. Ober- „ 5 „ „ 60 „ „ 48.1 „ „ 47.2 „ „ + 0.9
 schenkels.

Ek = 0.045 D.

Die in der letzten Tabelle fast ausnahmslos sich zeigende Kraftabnahme beruhte ohne Zweifel wesentlich nur auf der Verkleinerung der Präparate infolge des Anfrischens. Hiermit stimmt, dass der negative Zuwachs beim Kaninchen fast unmerklich ist. Die von diesem stammenden Präparate waren nämlich so gross gewählt (2 Ctm. lang), dass das abgeleitete, zwischen den Elektroden befindliche Stück durch das Anfrischen nur um einen kleinen Bruchtheil seiner Länge verkürzt wurde. Die kleinsten Präparate (von der Maus) zeigen die stärkste Schwächung.

Ohne Zweifel muss sich derselbe Umstand auch bei den meist kleinen Herzpräparaten geltend machen. Trotzdem zeigt sich ausnahmslos ein positiver Zuwachs. Ohne Zweifel war demnach die manifeste Kraft zur Zeit des Anfrischens auf einen noch kleineren Bruchtheil der (gleichen Dimensionen des Präparates entsprechenden) latenten Kraft gesunken, als unsere Versuchszahlen ergeben. Dieser letztere Bruchtheil aber ist nun schon in vielen Fällen so gering, dass seine Kleinheit vom Standpunkt der Molekularhypothese, wenigstens bei Vögeln und Sängern, nicht anders als unter Zuhilfenahme von Parelektronomie der an der Demarkationsfläche wirksamen Zellen verständlich ist.

Wie bekannt sind bei Vögeln und Säugern die Kammermuskkelzellen nicht lang und spindelförmig wie bei Fröschen, sondern kurz, mehr cylindrisch, mit breiten zur Längsaxe senkrechten Endflächen. Auf einem wesentlich senkrecht zum Faserverlauf geführten Schnitt wird also die Demarkationsfläche nicht von langen spitzen, sondern von kurzen breit abgestutzten Zähnen gebildet sein. Es werden also wesentlich die breiten Endflächen dieser Zähne und der die Zwischenräume zwischen den-

selben nach der Tiefe zu begrenzenden Zellen als ebensoviele reine Querschnitte nach aussen wirken. In Wirklichkeit sind nun freilich diese Bedingungen wegen des verwickelten Faserverlaufes nie streng erfüllt. Nahezu sind sie jedoch realisiert, wenn man beim Kaninchen oder der Ratte an dem etwa zwei Millimeter unterhalb der Quersfurche quer abgeschnittenen Herzen einen Schnitt parallel zur Längsaxe des Herzens senkrecht durch die vordere Wand des linken Ventrikels legt und nun etwa von der Mitte des der Basis zugekehrten Drittels dieser Schnittfläche als Querschnitt ableitet. Das Mikroskop zeigt, dass hier in einer Ausdehnung von mehreren Quadratmillimetern wesentlich reine Querschnitte (von Circularfasern) vorliegen. Die zu den Versuchen der obigen Tabelle benutzten Präparate waren von dieser Art. Trotzdem hob sich die Kraft beim Anfrischen auf die zwei-, drei- ja mehrfache Höhe.

Auffällig könnte scheinen, dass bei Säugern und Vögeln die manifeste Kraft des Herzens zu einer Zeit, in der sie beim Frosch fast ganz geschwunden scheint, häufig noch auf nicht unbeträchtlicher Höhe gefunden wurde, u. a. beim Kaninchen nach 30—60 Min. noch auf einem Viertel des Anfangswerthes. Man sollte bei der geringeren Länge der Zellen und der kürzeren Dauer des Ueberlebens der Gewebe der Warmblüter eher das Gegentheil erwarten. Das Auffällige verschwindet jedoch wie mir scheint, wenn man bedenkt, dass die Form der Zellen und ihre eben erwähnte Anordnung an der Schnittfläche für die Erhaltung der Wirkung nach aussen vergleichsweise günstiger erscheint, als bei Kaltblütern, namentlich aber, wenn man sich der Thatsache erinnert, dass die Zellen der Herzmuskulatur bei Warmblütern (wenigstens bei den erwachsenen Thieren) viel inniger

als bei den niederen Wirbelthieren miteinander zusammenhängen. Schon frühere Beobachter haben betont, dass die Herzmuskelsubstanz bei den ersteren Thieren viel weniger leicht in ihre einzelnen Zellen zerfällt, als bei den letzteren. Beim spontanen Absterben ist dieser Zerfall durchaus nicht deutlich und unter Anwendung der besten chemischen Isolirungsmethoden (Kalilauge von 35%, starke Salpetersäure) tritt er weniger vollständig und rein ein als bei Fröschen und Fischen. So mag denn beim Herzen der Warmblüter, wenn wie an unseren Praeparaten die Ernährung vom Blut aus aufgehört hat, ein Fortschreiten des Absterbens von Zelle auf Zelle, ein Anätzen der tieferen Zellschicht von den primär infolge des mechanischen Insults erstarrenden Zellen, leichter, bezüglich in stärkerem Grade vorkommen, als bei den so leicht aus dem Contact sich lösenden Faserzellen des Herzens der Kaltblüter.

Vom Standpunkt der Molekularhypothese würde man übrigens auch mit der — zunächst freilich willkürlichen — Annahme eines zur Verdeckung der im Innern praeexistirenden Spannungsunterschiede nicht völlig hinreichenden Grades von Parelektronomie der unversehrten Zellenoberflächen auskommen.

Einerlei aber, welcher Theorie man huldigen möge: unsere Versuche lehren, dass bei allen Wirbelthieren, ebenso wie das ganze Herz, auch alle einzelnen das Herz zusammensetzenden Muskelzellen im unversehrten, ruhenden Zustande nach aussen elektromotorisch unwirksam oder doch nahezu unwirksam sind.

Versuche an glatten Muskeln.

Das Präparat, dessen ich mich in den meisten Fällen bediente, war die Muskelhaut des Froschmagens. Der Magen wurde an Pylorus und Kardia abgeschnitten, mit einem möglichst grossen Stück Mesogastrium herausgenommen und, mässig gedehnt, mittelst zweier Nadeln auf einer Korkplatte ausgespannt. Hierauf ward die Muskelhaut mittelst einer feinen, zwischen Mukosa und Muskularis eingeführten Scheere der grossen Curvatur entlang gespalten und nun vorsichtig von der Schleimhaut, bezüglich diese von ihr abpräparirt, was ohne die geringsten Schwierigkeiten, insbesondere ohne irgendwelche Perforation oder Zerreissung einer der beiden Häute von Statten geht. Die Muskularis, welche sich nach dem Abtrennen von der Schleimhaut anfangs in krampfartiger Zusammenziehung nach aussen umrollt, ward mit der inneren Fläche auf einen in einem Kugelgelenk an einem Stativ verstellbaren Glasstab von ca. 3 Mm. Dicke gelagert, an dem sie vermittelst ihrer Feuchtigkeit haftet. Eine an dem nämlichen Stativ befestigte Thonstiefelektrode leitete mittelst des Mesogastriumlappens von der Mitte der kleinen Curvatur, also von natürlichem Längsschnitt ab, eine zweite, auf besonderem Stativ verstellbare Elektrode vom künstlichen Durchschnitt. In der Regel ward, da dann stärkere Wirkungen sich herausstellten, vom künstlichen Längsdurchschnitt des Magens, der der Hauptsache nach künstlichen Querschnitt (der Circularfasern) darstellt, abgeleitet, und zwar im Allgemeinen in einer Längsausdehnung von etwa 5 Millimetern. Uebrigens wurden alle beim Herzen empfohlenen Vorsichtsmassregeln befolgt.

War der Magen einem eben durch Zerstörung des

centralen Nervensystems getödteten Frosche entnommen, so zeigten sich bei sofort angestellter Untersuchung in der Regel nur ganz unerhebliche Spannungsunterschiede. Der künstliche Querschnitt verhielt sich zwar immer negativ, aber die Kraft blieb häufig unter 0.001 D., in jedem Falle weit unter den späterhin zu erzielenden Werthen. Diess erklärt sich zum Theil wohl aus dem krampfartigen Zustand, in welchem die Muskelhaut oft noch lange Zeit nach der Abtrennung von der Mukosa verharret, zum Theil auch aus dem raschen Sinken der Kraft des künstlichen Querschnittes, das wir sogleich näher kennen lernen werden.

Nahm ich den Magen erst mehrere Stunden oder einen Tag nach Zerstörung der grossen Centra aus dem Frosch heraus, (der bis dahin im feuchten Raum bewahrt ward,) so erwies sich in der Mehrzahl der Fälle der künstliche Durchschnitt unmittelbar nach seiner Anfertigung ziemlich stark negativ. Die Kraft betrug beispielsweise, bei breiter Ableitung vom Querschnitt und so schnell wie möglich nach Anlegen des Schnittes gemessen, im Mittel aus 3 Vers. 4 bis 5 Stunden nach Zerstörung d. grossen Centra 0.0064 D.
(Max. 0.0093, Min. 0.0039)

7 Vers. 24 Stunden nach Zerstörung d. grossen Centra 0.0013 D.
(Max. 0.0174, Min. 0.0013).

Bei vier Fröschen, die zwei Tage lang von Curare gelähmt im feuchten Raume gelegen hatten, fand ich 1 Stunde nach Zerstörung der grossen Centra die Kraft im Mittel zu 0.003 D. (Maxim. 0.0045, Minim. 0.0018 D).

Die meisten solcher Präparate nun, welche sogleich nach der Anfertigung eine merkliche Kraft zeigten, verhielten sich weiterhin im Wesentlichen wie unsere Herzpräparate: die Kraft sank schnell auf Null oder nahezu Null, um sich beim Anfrischen wieder beträchtlich zu heben.

So sank die Kraft zwischen künstlichem Durchschnitt und natürlichem Längsschnitt

in 10 Vers. binnen 5 Min. im Mittel auf 42.8% (Max. 68.9 Min. 0.0%)

„ 5 „ „ 10 „ „ „ „ 16.4 „ „ 33.3 „ 0.0 „

„ 6 „ „ 15 „ „ „ „ 0.9 „ „ 6.7 „ 0.0 „

Bei älteren Präparaten (von 24 Stunden und mehr) wurde zuweilen ein absolut sowohl wie relativ viel langsames Sinken der Kraft beobachtet.

Infolge des Anfrischens hob sich die Kraft

a) bei unvergifteten, einen Tag vor Präparation der Muskelhaut getödteten Fröschen

in 5 Vers. nach 5 Min. von 14.2% auf 132.1% : Zuwachs + 117.9%

„ 1 „ „ 30 „ „ 22.1 „ „ 168.5 „ : „ + 146.1 „

„ 1 „ „ 24 Std. „ 9.0 „ „ 75.0 „ : „ + 66.0 „

b) bei vier seit zwei Tagen durch Curare gelähmten Fröschen

in 2 Vers. nach 10 Min. von 11.1% auf 100% : Zuwachs + 889%

„ 2 „ „ 15 „ „ 2.3 „ „ 72.7 „ : „ + 70.4 „

c) bei 15 unvergifteten Fröschen, bei denen die anfängliche Ek. nicht gemessen oder unter 0.001 D. gefunden war, nach 24stündigem Liegen der präparierten Muskelhaut im feuchten Raume von 0.00026 D. (Max. 0.0015 D., Min. 0 D.) auf 0.0077 D. (Max. 0.0160 D., Min. 0.0012 D.). Der mittlere Zuwachs betrug also + 0.00744 D.; der höchste mass + 0.0154 D., der geringste + 0.0007 D.

Die Versuche bestätigen also unsere Erwartungen, indem sie uns berechtigen den Satz auszusprechen, dass die glatten Muskelfaserzellen (zunächst des Froschmagens) im unversehrten ruhenden Zustand nicht merkbar elektromotorisch nach aussen wirken 1).

Wie steht es nun mit den Nerven?

1) Dies Ergebniss scheint für die früher von mir aufgestellte Hypothese von der myogenen Natur der Fröschhautströme wenig

Versuche an Nerven.

Da wie schon erwähnt und früher ausführlich nachgewiesen ward, in jeder durchschnittenen Nervenfaser ein schliesslich zu Zerstörung von Mark und Axencylinder führender Degenerationsvorgang von der Schnittfläche aus bis zur nächsten Zellgrenze (Ranvier'sche Einschnürung) sich fortpflanzt, ohne diese jemals zu überschreiten, so verwandelt sich, wie gleichfalls schon betont, der künstliche Querschnitt allmählich in einen natürlichen, insofern an der Demarkationsfläche die natürlichen Endflächen der nächst tieferen unverletzten Nervenfasern in elektromotorischer Beziehung zu Tage treten. Wenn nun diese natürlichen Querschnitte der Ranvier'schen Zellen im Ruhezustand unwirksam waren, dann war zu erwarten, einmal dass die Kraft zwischen natürlichem Längs- und künstlichem Querschnitt, nachdem sie von ihrer anfänglichen Höhe herabgesunken, durch Anfrischen wieder zu heben sein würde, und zweitens dass im Besonderen die Grösse des durch Anfrischen zu erhaltenden positiven Zuwachses innerhalb gewisser Grenzen mit der Länge des beim Anfrischen abgetragenen Stückes wachsen würde. Und zwar musste der Zuwachs, genügende Länge des restirenden Nervenstückes vorausgesetzt, ein Maximum erreichen, wenn die Länge des abgetragenen Stückes

günstig. Doch ist zu bemerken, was ich früher schon hervorhob, dass die als wirksam vorausgesetzten Enden der Muskelzellen am oberen Drüsenpol in directer Berührung mit dem Hautsekret stehen, also unter Bedingungen verkehren, die nachweislich einen stark „entwickelnden“ Einfluss haben. Die Zellen sehen denn auch an diesen Enden ganz anders aus, wie in ihren übrigen Theilen.

1½—2 Mm. betrug, denn ungefähr soviel misst im äussersten Falle die Länge einer Ranvier'schen Zelle.

In Bezug auf den zweiten Punkt liegen gar keine Mittheilungen und in Bezug auf den ersten nur eine beiläufige Bemerkung, von du Bois-Reymond 1), vor, nach welcher freilich die eben ausgesprochenen Erwartungen nicht erfüllt sein würden. Da jedoch über die Bedingungen der Versuche, auf welche sich die Bemerkung du Bois-Reymond's stützt, nichts bekannt ist, war eine erneute experimentelle Prüfung nöthig, die denn auch alsbald wichtige Aufschlüsse gewährte.

Ich beschränke mich zunächst, wie beim Herzen und den glatten Muskeln, auf Mittheilung der Versuche an ausgeschnittenen, überlebenden Präparaten. Sie verhalten sich in Bezug auf die mikroskopischen Erscheinungen des Absterbens der Zellen am Querschnitt in der ersten Zeit im Wesentlichen wie wenn sie noch ernährt würden. Schon mehrere Stunden nach Anlegen des Schnittes sind die Anfänge der traumatischen Entartung — bemerklich vor Allem in schwächerer Färbung des Markes durch Osmiumsäure und Zurückziehen desselben von der Schwannschen Scheide — bis zu den nächsten Ranvier'schen Einschnürungen fortgerückt, an welchen der Process dann ausnahmslos zum Stehen kommt. Kein Zweifel also, dass sich auch am Querschnitt des ausgeschnittenen Nerven allmählich jene Demarkationsfläche ausbildet, an welcher noch lebende Zellen mit abgestorbenen zusammenstossen.

Zu den meisten Versuchen diente der Ischiadicus grosser kräftiger Exemplare von *Rana esculenta*. Die Thiere wurden in der üblichen Weise durch Zerstörung der

1) Ueber die Erscheinungsweise u. s. w. S. 308.

grossen Nervencentra mittelst einer vom Schädeldach aus eingeführten Nadel getödtet, der Nerv gleich nachher von der Kniekehle bis zur Wirbelsäule mit grösster Schonung herauspräparirt und in ein peripherisches Stück von etwa 20—25 Mm. und ein centrales von etwas grösseres Länge zerlegt. Die abzuleitenden Querschnitte (im peripherischen Stück der centrale, im centralen der peripherische) wurden mit besonders scharfer kleiner Scheere und stets so genau senkrecht wie möglich zur Längsaxe der Fasern angelegt. Die Ableitung geschah in der Weise, dass der Nerv mit der ganzen Fläche des Querschnitts an der einen Thonspitze haftete, mit dem Längsschnitt über die andere gebrückt war, und das extrapolare Stück frei, in einer Länge von etwa 10 Mm. und mehr in die Luft herabhing. Bei Prüfung des centralen Stückes wurde besonders gesorgt, dass die Ableitung vom Längsschnitt in gehöriger Entfernung von den Stümpfen der abgeschnittenen Oberschenkeläste und in jeder an demselben Nervenpräparat angestellten Versuchsreihe immer an der nämlichen Stelle des Längsschnitts geschah. Ferner wurde mit besonderer Sorgfalt auf Sättigung der feuchten Kammer mit Wasserdampf geachtet.

Da die Nervenstromkraft unter den angegebenen Bedingungen im Allgemeinen sehr erheblich langsamer sinkt als beim Herzen und den glatten Muskeln, fanden die Kraftmessungen in der Regel nur in grösseren Zwischenräumen (eine Viertelstunde und mehr) Statt, während welcher die Präparate unberührt von den Elektroden auf einer Glasplatte im feuchten Raum aufbewahrt wurden. Jede vier von einem und demselben Frosch stammenden Präparate wurden aber in der Regel möglichst rasch nach einander in Pausen von etwa 2 bis 4 Minuten auf ihre Kraft geprüft, abwechselnd zuerst der rechte und der

linke Ischiadicus und ebenso abwechselnd zuerst das centrale und das peripherische Stück der beiden zusammengehörigen Nerven.

Unter den erwähnten Bedingungen nun wird die Kraft von Anfang an sinkend getroffen. Sie fiel

- A) binnen 1—2^h nach der ersten Durchschneidung
 a) beim central. Stück (Ek. 1) = 0.0172 D.) in 5 Vers. auf 49.5%
 (Max. 59.8 Min. 42.4)
 b) beim peripher. Stük (Ek. = 0.0148 D.) in 6 Vers. auf 44.2%
 (Max. 57.1 Min. 25.4)

also im Mittel aus allen 12 Vers. auf 46.8 % des Anfangswerthes

- B) binnen 20—24^h
 a) beim centralen Stück (Ek. = 0.0156 D.) in 25 Vers. auf 4.8%
 (Max. 31.3 Minim. — 5.0 %)
 b) beim peripher. Stück (Ek. = 0.0171 D.) in 25 Vers. auf 8.5%
 (Max. 35.5 Minim. — 4.2 %)

also im Mittel aus allen 50 Vessuchen auf + 6.7 % des Anfangswerthes. Beiläufig war in 29 von diesen 50 Versuchen die Kraft nach 20—24 Stunden gleich Null oder sehr schwach negativ; hiervon kamen 15 Fälle auf das peripherische Stück.

Nach Anlegen eines neuen Querschnitts in 2—4 Mm. Entfernung vom ersten hob sich die Kraft in den Versuchen sub Aa (centr. Stück) von 49.5 auf 104.9 % Zuwachs + 55.4 %
 „ Ab (periph. „) „ 44.2 „ 101.7 „ „ + 57.5 „
 also im Mittel aus allen 12 Versuchen sub A von 48.8 auf 103.3 %: Zuwachs + 56.5 %. Die nach dem Anfrischen beobachteten Maxima der Kraft betrugen für Aa 120.4 %, für Ab 113.0 %, die Minima für Aa 88.7 %, für Ab 89.2 %.

1) Es ist wieder die mittlere elektromotorische Kraft aus allen Versuchen gemeint.

Es hob sich ferner die Kraft nach dem Anfrischen in 2—4 Mm. Entfernung vom ersten Querschnitt in den Versuchen

sub Ba (centr. Stück) von 4.8 auf 115.4 %: Zuwachs + 110.6 %
 „ Bb (periph. „) „ 8.5 „ 117.4 „ „ + 108.9 „
 also im Mittel aus allen 50 Versuchen sub B von 6.7 auf 116.3: Zuwachs + 109.7 %.

Die nach dem Anfrischen beobachteten Maxima betrugen für Ba 208.8 %, für Bb 197.6 %, die Maxima für Ba 31.3 %, für Bb 35.4 % 1).

Jedesmal trat der Kraftzuwachs sofort in voller Stärke auf und sank die Kraft dann wieder ganz allmählich herab, um durch neues Anfrischen einen neuen positiven Zuwachs zu erhalten.

Die Versuche sprechen also entschieden für eine Unwirksamkeit der natürlichen unverletzten Nervenfaserschnitte und um so entschiedener, als die latente Kraft der Nerven unter den angegebenen Bedingungen nicht nur nicht sank, wie die manifeste, sondern sogar eine sehr erhebliche postmortale Steigerung erfuhr. Es verdient in dieser Beziehung Hervorhebung, dass die absolute Grösse der latenten Kraft in vielen der Fälle wo nach 20—24^h die manifeste auf Null gesunken war, zu mehr als 0.035 D gefunden ward. Ja in zwei Fällen

1) Erwähnung verdient, dass das absolute Maximum der Nervenstromkraft, welches bei diesen Versuchen (sub Ba) beobachtet wurde, 0.0415 D. betrug, ein Werth der den höchsten bisher von du Bois-Reymond gefundenen (0.022 beim Frosch, 0.026 beim Kaninchen-Ischiadicus) sehr bedeutend übertrifft. Nur einmal begegnete ich, und zwar bei einem ganz frischen Hüftnerve des Frosches, einem noch höheren Werth: 0.0460 D. Da der Compensator unmittelbar zuvor graduirt und die Constanz der Maasskette constatirt war, ist an einen Irrthum wohl nicht zu denken.

hob sie sich durch das Anfrischen von Null auf mehr als 0.040 D. Wären die alten Faserquerschnitte hier auch nur mit einem sehr kleinen Bruchtheil dieser Kraft wirksam gewesen, so hätte dies der Beobachtung nicht entgehen können 1).

In dem postmortalen Wachsen der latenten Kraft liegt einer der Gründe, wesshalb die manifeste Kraft des künstlichen Querschnitts im Vergleich zu der des Herzens und der glatten Muskeln so langsam abnimmt. Es bedürfte gleichwohl dieses Umstandes zur Erklärung nicht, denn es würde schon genügen, sich auf die Länge der Nervenfasern zu berufen, welche durchschnittlich reichlich das Zehnfache von der der beiden anderen genannten Zellenarten beträgt, und dann auf die vergleichs-

1) Beiläufig muss ich darauf aufmerksam machen, dass unsere Resultate die von Bernstein (Pflüger's Archiv Bd. I. 1868. pag. 193 und 194) beobachtete Thatsache, dass bei starken Reizen die Kraft der negativen Schwankung die des ruhenden Nervenstromes um ein Vielfaches übertreffen kann, in ihrer noch unlängst von du Bois-Reymond (Arch. f. Anat. u. Phys. 1875. p. 651) hervorgehobenen Bedeutung sehr verdächtig machen. Vermuthlich war in diesen Fällen die manifeste Kraft des Nerven bereits erheblich gesunken, die latente aber noch beträchtlich gross. Auf die Grösse der letzteren kommt es aber allein an. Würde der Nachweis geliefert, dass die Kraft der Schwankung an Grösse die latente Kraft des nämlichen Nervenabschnittes übertreffen könne, so würde dies allerdings von grosser Bedeutung sein. Dieser Nachweis ist aber noch zu liefern. Beim Herzen kommt, wie ich schon früher mittheilte (Proc. verb. kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. 1873. Nr. 2. Vergad. 28 Juny 1873) eine Umkehrung der Kraft zwischen Quer- und Längsschnitt bei der Systole sehr häufig zur Beobachtung. Dies tritt aber immer nur ein, wenn die manifeste Kraft bereits gesunken ist. Da dies Sinken so schnell erfolgt, begreift sich die Häufigkeit mit welcher die Stromumkehr beobachtet wird.

weise geringe Grösse des Stoffwechsel in den Nervenfasern, welche einen specifisch langsameren Verlauf des Absterbens vorauszusetzen berechtigt.

Ein Steigen der manifesten Kraft habe ich unter den oben beschriebenen Bedingungen niemals beobachtet. Es kann aber unter anderen Umständen, wenigstens in der ersten Zeit nach Anfertigung des Präparates sehr deutlich auftreten. So vermisste ich es nie, wenn die Frösche nach Zerstörung der grossen Nervencentra und Ausschneiden des Herzens oder einer anderen die Blutcirculation aufhebenden Behandlung einen Tag lang unenthäutet im feuchten Raum gelegen hatten, ehe der Nerv präparirt wurde. Das Wachsen der manifesten Kraft trat hier sofort ein und war nach Ablauf von einer halben Stunde noch nicht beendet. Beispielsweise stieg unter diesen Bedingungen die Kraft innerhalb einer halben Stunde im Mittel aus 12 Versuchen von 0.013 D auf 0.0195 D und innerhalb einer Stunde im Mittel aus 7 Versuchen an denselben Fröschen von 0.0135 auf 0.0218 D. Anfrischen des Querschnittes steigerte die Kraft noch weiter. Wurden die Nerven ebensolcher Frösche vor Anlegen des Querschnitts und Messung der Kraft erst eine Stunde oder länger entblösst in der feuchten Kammer liegen gelassen, so fehlte nachher das Wachsen der manifesten Kraft. Diese wurde dann aber von vornherein höher gefunden. Wahrscheinlich beruhte die erwähnte Krafsteigerung auf einer allmählichen Abdunstung der unter den angegebenen Bedingungen im Nerven angehäuften, hauptsächlich wohl aus den umgebenden Geweben (Muskeln) stammenden Kohlensäure. Die durchschnittlich niedrigen Anfangswerthe der Kraft würden dem schädlichen Einfluss der Kohlensäure zuzuschreiben sein, in Uebereinstimmung mit J. Ranke's Erfahrungen,

welcher die Reizbarkeit der Nerven unter Einwirkung von Kohlensäure sinken, bei Abdunsten dieses Gases wieder wachsen sah. Ich gehe indessen auf diese Erscheinungen und ihre etwaigen Beziehungen zu der eben besprochenen, unter anderen Bedingungen auftretenden postmortalen Steigerung der latenten Kraft, wie auch zu dem von du Bois-Reymond 1) entdeckten postmortalen Wachsthum der Kraft gewöhnlicher Muskeln, nicht näher ein, da unsere Hauptaufgabe davon direkt nicht berührt wird.

Dagegen fragt es sich nun ob die Grösse des durch das Anfrischen zu erzielenden Kraftzuwachses von der Länge des abgetragenen Stückes sich in der Weise abhängig zeigt, wie die Annahme einer Unwirksamkeit der natürlichen Querschnitte der Nervenfasern dies fordert. Hierüber geben die folgenden Versuche Auskunft.

Bei 27 Präparaten, 14 centralen, 13 peripherischen Stücken der Ischiadici von 8 unmittelbar zuvor in der obigen Weise getödteten Fröschen, wurde die Kraft sofort nach Anlegen des Querschnitts gemessen, die Präparate hierauf einen Tag lang auf der Glasplatte im feuchten Raum liegen lassen, danach die Kraft erst des alten Querschnitts (a) und dann von je vier neuen Querschnitten (b, c, d, e) gemessen, welche nacheinander in Pausen von durchschnittlich einer Minute an Stellen angelegt wurden, möglichst genau entsprechend $\frac{1}{2}$, 1, 2 und 4 Mm. Entfernung vom anfänglichen Querschnitt. Die ursprüngliche Kraft (im Mittel aus allen 27 Versuchen 0.0177 D, Maxim. 0.037, Minim. 0.010 D) gleich 100 gesetzt, ergab sich nach 24^h die Kraft von

1) Ueber die Erscheinungsweise u. s. w. S. 279 ff.

a) alter Querschnitt,		im Mittel zu	0.6 Maxim.	11.7 Minim.	0
b) neuer	„	$\frac{1}{2}$ Mm. von a.	„	„	„
c)	„	1	„	„	„
d)	„	2	„	„	„
e)	„	4	„	„	„

Es betrug der Zuwachs

b-a im Mittel	+	106.9	(Maxim. + 188.3	Minim. + 43.5
c-b „	„	+ 13.5	„ + 55.8	„ - 13.3
d-c „	„	+ 2.1	„ + 8.8	„ - 10.9
e-d „	„	- 2.9	„ + 33.3	„ - 36.3

Beiläufig war der Zuwachs

b-a in allen 27 Fällen	positiv,
c-b „ 24 „	in 2 Fällen Null, in 1 Falle negativ.
d-c „ 11 „	6 „ 10 Fällen „
e-d „ 6 „	3 „ 18 „

Mit Rücksicht auf die möglichen Fehlerquellen und die nur mässig grosse Zahl der Versuche ist, wie mir scheint, die Uebereinstimmung zwischen Voraussetzung und Wirklichkeit so gross, wie man nur irgend erwarten darf. Wirklich zeigt sich der Kraftzuwachs innerhalb der zu erwartenden Grenzen abhängig von der Länge des abgetragenen Stückes. Am grössten für den ersten halben Milimeter, nimmt er für die folgenden allmählich ab, um zwischen 2 u. 4 Mm. (offenbar wegen Verkürzung des Präparates) negativ zu werden.

Da nunmehr auch in diesem Punkte die der Prüfung unterworfenen Voraussetzungen sich bewährt haben, stehe ich nicht an zu behaupten, dass auch die natürlichen Querschnitte der Nervenfasern, welche an den Ranvier'schen Einschnürungen vorliegen, im ruhenden, unversehrten Zustand elektromotorisch unwirksam sind. Dieser Schluss scheint mir um so unvermeidlicher, als ich keine andere Möglichkeit für eine genügende Erklärung der eben beschriebenen Thatsachen

sehe, im Besonderen nicht für eine Erklärung, welche die offenbar durchaus analogen Erscheinungen am Herzen und den glatten Muskeln mitumfasste.

Versuche an gewöhnlichen pleiomerer Muskeln.

Herz, glatte Muskeln und Nervenstämme würden sich also wie in morphologischer so auch in elektromotorischer Beziehung wesentlich wie gewöhnliche pleiomere 1) Muskeln verhalten. Auch bei diesen sind die einzelnen aneinander gereihten Grundformen (Fasern, Muskelspindeln) unwirksam und muss es dementsprechend leicht sein, was an monomeren Muskeln unter denselben Bedingungen nie gelingt, die Erscheinungen des raschen Sinkens der manifesten Kraft künstlicher Querschnitte und ihrer Hebung durch Anfrischen zu beobachten. Am meisten eignet sich zu diesen Versuchen der Rectus abdominis des Frosches, dessen regelmässig pleiomerer Bau als bekannt vorausgesetzt werden darf. Hier hat man es, wie zu erwarten, ganz in seiner Macht, entweder das Bild der Erscheinungen, welches monomere Muskeln zeigen, langsames Sinken der Kraft und Wirkungslosigkeit des Anfrischens, oder das entgegengesetzte oder auch ein beliebiges Zwischenglied zwischen beiden hervorzurufen. Es kommt nur auf die Lage der Schnitte in Bezug auf die sehnigen Einschreibungen an.

Liegt der erste künstliche Querschnitt weit von der nächsten inscriptio tendinea, dann sinkt die anfangs hohe Kraft langsam, etwa wie beim Sartorius. Anfrischen

1) Vgl. du Bois-Reymond, über die negative Schwankung u. s. w. Archiv. für Anat., Physiol. u. s. w. 1876. S. 348.

diesseits der nächsten Inscriptio ist ohne Einfluss oder hat, was häufiger, Kraftabnahme zur Folge. So war in 4 Versuchen, in denen der erste Schnitt genau in der Mitte zwischen zwei sehnigen Einschreibungen gelegen war, die Kraft im Mittel nach 5 Min. auf 95.1, nach 10' auf 89.4, 20' auf 85.8, 30' auf 74.1% gesunken. Nach Abtragen einer kaum 1 Mm. breiten Schicht am Querschnitt in der 31. Minute wurde sie zu 72.1% gemessen. Der Zuwachs war also — 2%.

Wird der erste Querschnitt in geringem Abstände, etwa 1—2 Mm. von der nächsten sehnigen Einschreibung geführt, so sinkt die Kraft, die durchschnittlich gleich von Anfang an einen geringeren Werth besitzt, viel schneller als im ersten Fälle, beispielsweise so schnell wie beim Herzen, um sich sofort ausserordentlich zu heben, wenn ein neuer Querschnitt durch die jenseits von der Inscriptio entspringenden Fasern gelegt wird. So war die Kraft in vier Versuchen, in denen der erste Schnitt nur 1—2 Mm. von der nächsten Einschreibung entfernt lag, durchschnittlich nach 5 Min. auf 61.6. nach 10' auf 43.5% gesunken. Anfrischen 1 Mm. jenseits der Sehne hob die Kraft, als sie nach 45 Minuten weiter bis auf 3% gesunken war, plötzlich wieder auf 98%, gab also einen Zuwachs von + 95%.

Aehnliches lässt sich auch an den analog gebauten Seitenrumpfmuskeln der Fische beobachten. Einem lebenden Aal wurden prismatische Stücke der Seitenrumpfmuskulatur, von etwa 2 Cm. Länge und 1 Cm. Dicke entnommen und von 5 zu 5 Minuten auf ihre Kraft geprüft. In 7 Versuchen sank die Kraft von einem durchschnittlichen Anfangswerth von 0,0276 D

binnen	5 Min.	auf 93.9 %	(Maxim.	120.0	Minim.	75.0)
„	10	„	„	79.9	„	111.0
„	75	„	„	48.4	„	63.3
						50.0
						18.8

Beim Anfrischen hob sich die Kraft im Mittel aus allen 7 Versuchen von 48.4 auf 73.3%. Der neue Schnitt hatte viele bis dahin unverletzte Fasern getroffen, da durch ihn jedesmal eine sehnige Einschreibung, wenigstens zum grossen Theil, abgetragen worden war. In einem Falle wo die Einschreibung in nahezu der ganzen Ausdehnung des (schrägen) Querschnitts beim Anfrischen entfernt wurde, betrug der positive Zuwachs 87.4%, in einem andern, wo der neue Schnitt nur die bereits vom ersten getroffenen Fasern verletzte, war er negativ und mass 20%.

Schlussbemerkungen.

Der wie ich glaube im Vorstehenden gelieferte Nachweis, dass ebenso wie die Fasern der gewöhnlichen animalen Muskeln so auch die mikroskopisch kleinen Zellen der Herzfleisches, der glatten Muskeln und der Nervenfasern im ruhenden unversehrten Zustande nicht oder kaum merklich elektromotorisch nach aussen wirken, erscheint für die Theorie der Nerven- und Muskelelektricität bedeutungsvoll genug, um demselben noch einige Worte zu widmen.

Niemand kann verkennen, dass das Resultat, zu dem wir gelangt sind, der Präexistenzlehre ebenso ungünstig ist, wie es auf dem Boden der Hermann'schen Anschauungen selbstverständlich erscheint. Wenn bei den gewöhnlichen Muskeln von vornherein einiger Grund vorhanden war, an den natürlichen Faserenden Eigenthümlichkeiten in elektromotorischer Beziehung zu erwarten — ich erinnere nur an den neuerdings von du Bois-Reymond wieder in seiner Bedeutung hervorgehobenen

Umstand des Erlöschens der Reizwelle an den Faserenden — so kann man das Gleiche für die Elemente der drei anderen genannten Gewebsarten nicht behaupten. Weder in anatomischer noch in physiologischer Beziehung zeigen sie an ihren Ober- resp. Endflächen Besonderheiten welche eine solche Behauptung rechtfertigen könnten. Die Nerventheilchen, mit denen die Axencylinder sich an den Ranvier'schen Einschnürungen, die kontraktilen Theilchen, mit denen die aneinanderstossenden Zellen des Herzens oder der Muskelhaut des Magens einander berühren, sind mikroskopisch nicht nachweisbar verschieden von den im Innern der Zellen gelegenen. Und sie theilen sich ebenso wie diese normalerweise den Erregungsvorgang mit, spielen also auch nicht in Bezug auf Leitung der Erregung die Rolle von Grenz- oder Endflächen. Eine präexistirende Parelektronomie der Zelloberflächen, wie sie auf Grund unserer Versuche vom Standpunkte der Molekularhypothese aus anzunehmen sein würde, könnte also auch nicht aus terminaler Nachwirkung erklärt werden. Ist dies aber hier nicht gestattet, so wird wohl auch die Unwirksamkeit der übrigens soviel Uebereinstimmung bietenden Muskelspindeln noch eine andere Erklärung finden müssen.

Wollte man einwenden, dass wir in unseren Versuchen doch nur mit wirklich physiologisch-terminalen, nämlich mit während der Versuche terminal gewordenen Zelloberflächen zu thun gehabt haben, so würde dies nichts helfen, da die Präparate, wie schon beim Herzen erwähnt und aus den mitgetheilten Versuchsbedingungen erhellt, Erregungen nicht ausgesetzt waren. Und überhaupt muss die Annahme, dass bei unseren Präparaten eine parelektronomische Schicht erst während des Versuches sich entwickelt habe, von vornherein höchst unberechtigt

heissen; denn offenbar sind die Bedingungen am künstlichen Querschnitt vielmehr einer Zerstörung etwa vorhandener oder entstehender Parelektronomie günstig. Ja man dürfte sich eher darüber wundern, dass sich überhaupt Unwirksamkeit am künstlichen Querschnitt ausbilden kann, so lange noch eine merkliche latente Kraft besteht. In dieser Beziehung ist es von ganz besonderem Interesse, dass, wie ein nächster Artikel ausführen wird, auch jeder künstliche Querschnitt gewöhnlicher monomerer Muskeln sich unter Erhaltung einer hohen latenten Kraft unwirksam machen lässt. Die Bedingungen, unter welchen dies eintritt, sind freilich wiederum von der Art, dass der beobachtete Erfolg wohl nach der Hermann'schen nicht aber nach der Molekularhypothese vorausszusehen war.

DE GRENZEN VAN HET GEZICHTSVELD, IN VERBAND MET DIE VAN HET NETVLIES.

DOOR

F. C. DONDERS.

Bij iedere bepaling van de grenzen des gezichtsvelds behoort men uit te gaan van een vasten stand, en wel, zooals nader blijken zal, van den primairen stand van hoofd en oogen. Ten behoeve mijner bepalingen begon ik dus met dien stand op te zoeken, daarbij gebruik makende van den hoofdhouders met bewegelijk mondstuk, die bij de proeven van Mulder over parallelle draaibewegingen ons goede diensten had bewezen 1). Was het mondstuk, nadat ik mijn gebit daarin had afgedrukt, eenmaal goed geplaatst, dan had ik de *moule* slechts tusschen de tanden te nemen, om telkens den primairen stand weer te vinden. Nu werd een perimeter-boog aangebracht, van 90° naar de eene en 110° naar de andere zijde, en wel zoo, dat in de positie, die de hoofdhouders gaf, het krommingsmiddelpunt met het voorste knooppunt van mijn rechter oog samenviel. Bij het fixeeren van het nulpunt van den perimeterboog was nu ook de primaire stand voor het oog gevonden. Het linker oog werd met een platten dop bedekt. Na eenige oefening is men zeker, de gezichtlijnen evenwijdig te stellen, zooals voor den primairen stand gevorderd wordt.

1) Verg. Onderzoekingen. 3e reeks. D. III bl. 129.

De bepalingen geschieden in de richtingen naar boven en beneden (0° en 180°), naar de temporaal- en mediaanzijde (90° en 270°), en voorts, weer te beginnen met 0° , in alle richtingen van 20 tot 20 graden. Het gezichtsteeken was een smal strookje krijtwitpapier, loopende over het midden van den boog. Om het op de uiterste grenzen van het gezichtsveld te ontwaren, moet het vlak van den boog goed zwart en het gezichtsveld in zijn geheel vrij donker zijn: wordt dan het teeken nabij de grens stootsgevijs heen en weer gebracht, dan vindt men spoedig zoowel de punten, waar het zichtbaar, als waar het nog niet zichtbaar wordt, en resp. bij het terugtrekken al of niet verdwijnt. De onzekerheid bedraagt zodoende in de meeste richtingen minder dan een halven graad, mits — men de neiging heeft leeren overwinnen, om het oog naar de zijde te bewegen, van waar men het teeken verwacht.

Met evenwijdige gezichtslijnen waarnemende, is mijn rechter oog licht hypermetropisch (0.5 dioptrie), voor de peripherie zeker in hoogerem graad. Dientengevolge kan het gezichtsteeken in zijn verstrooiingsbeeld wel iets te vroeg zichtbaar worden; maar, terwijl wij de gevonden grens op den perimeter-boog met den rand van het gezichtsteeken aflezen, laat zich compensatie wachten.

Het onderzoek geschiedde in een der hoeken van de kamer, in de richting van hare diagonaal, tusschen twee wanden, die nabij den hoek ieder een venster hebben: lag het gezichtsteeken rechts, dan bleef alleen het links gelegen venster open, en omgekeerd.

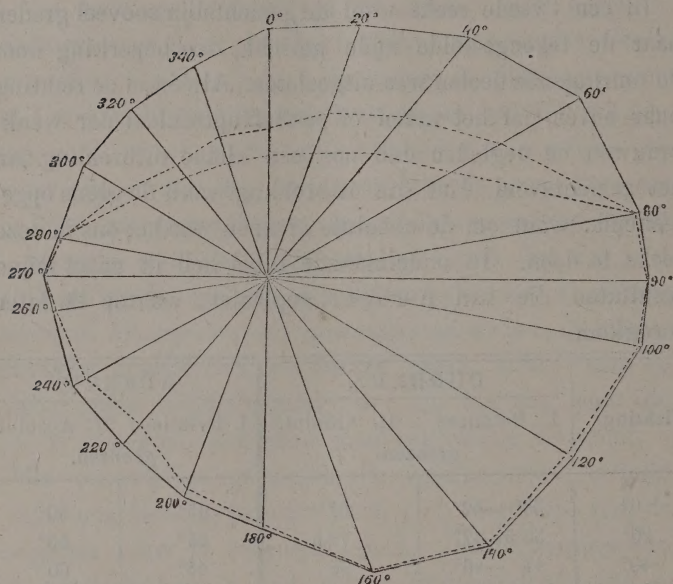
In de eerste reeks van bepalingen, was de gezichtslijn op 0° gericht, dus horizontaal en loodrecht op de grondlijn. Bij die richting is beperking van de zijde der deelen, die de orbita omringen, mogelijk. Men heeft slechts de oogleden en de wenkbrauwen op te trekken, om zich te overtuigen,

dat, alvast in de richting naar boven, dergelijke beperking werkelijk bestaat. Zij geeft dus de relatieve grenzen van 't gezichtsveld in den primairen stand.

In een tweede reeks werd de gezichtslijn zooveel graden naar de tegengestelde zijde gericht, dat beperking door de omringende deelen was uitgesloten. Alléén in de richting naar boven gaf het actief of passief optrekken der wenkbrauwen en oogleden dan nog een kleine uitbreiding aan het gezichtsveld. Met die uitbreiding werd de grens opgeteekend: want om de absolute grenzen was het ons in deze reeks te doen. In onderstaande tabel heb ik naast mijne resultaten die van Aubert geplaatst, waarop ik later terugkom.

Richting.	DONDERS.		AUBERT.	
	I. Relatieve grenzen.	II. Absolute grenzen.	I. Relatieve grenzen.	II. Absolute grenzen.
0°	33° — 42°	67	45°	50°
20°	35°5 — 47°	72,5	45°	55°
40°	44 — 56°	85	45°	60°
60°	57° — 73°	97,5	60°	75°
80°	101°5	102°	75°	85°
90°	103°5	103°5	90°	90°
100°	102°5	103°5	85°	90°
120°	95°	96°5	85°	95°
140°	94°	95°	80°	85°
160°	85°	85°5	70°	70°
180°	68°	69°	55°	60°
200°	62°5	64°	55°	57°
220°	53°	60°	58°	60°
240°	56°5	60°5	47°	55°
260°	58°5	59°	55°	55°
270°	60°5	60°5	55°	55°
280°	56°5	57°5	55°	55°
300°	40°5 45°	58°5	55°	55°
320°	34°5 39°	58°5	45°	55°
340°	32° 40°	60°	45°	55°

Onderstaande figuur 1 veraanschouwelijkt de uitkomsten,
Fig. I.



voor mijn rechter oog verkregen. Een blik daarop overtuigt ons, dat de absolute grenzen (buitenste lijn) naar de beide zijden en naar beneden nauwelijks van de relatieve (binnenste lijn) afwijken, en, bij gevolg, in een nauw verband staan met de omringende deelen van het oog, zooals deze zich in den primairen stand voordoen. Wordt naar boven van 300° tot 60° het gezichtsveld door de omringende deelen beperkt, wij mogen niet voorbijzien, dat we hier met bewegelijke deelen te doen hebben. De oogleden willekeurig optrekkende, breidt men de grenzen van 't gezichtsveld uit. Reeds in den primairen stand nader ik daarmede tot de absolute grenzen en bereik ze

volkomen bij benedenwaarts gericht blikvlak. Het verband tusschen relatieve en absolute grenzen schijnt dus voor de richting naar beneden met opgetrokken oogleden te gelden. Onwillekeurig ontstaan daarin belangrijke wijzigingen. De speling, die men bij 0° , 20° , 40° , 60° , voorts bij 300° , 320° en 340° vindt opgeteekend, is louter afhankelijk van de gemoedsstemming, waarbij de bepalingen op verschillende dagen en uren werden verricht. — Met een woord zij er op gewezen, dat onder 220° en 240° van den neus eenige beperking uitgaat. De grond daarvan zal ons later duidelijk worden 1).

Zooals verder blijkt uit de tabel, strekt mijn totaal gezichtsveld in horizontale richting zich over $2 \times 103^\circ 5' = 207^\circ$ uit. Bij het zien op afstand bedraagt het binoculaire zien $2 \times 60^\circ 5' = 121^\circ$. Aan iedere zijde blijft dus $103^\circ 5' - 60^\circ 5' = 43^\circ$ over, waar het gezichtsveld monoculair is en corresponderende punten der netvliezen werkelijk ontbreken. Schuiven de twee monoculaire gezichtsvelden door divergentie over elkander, dan wordt het totale naar beide zijden grooter; maar alle binoculair zien met corresponderende punten is opgeheven. Schuiven ze over elkander met convergentie, dan wordt het totale kleiner; maar voor het binoculair zien van verwijderde treedt dat van nabijgelegene in de plaats 2). Is, zooals

1) Het heeft zijne belangrijke zijde, die verschillen onder verschillende omstandigheden na te gaan. De vorm van het relatieve gezichtsveld geeft aanwijzingen voor de formatie van het aangezicht, zijne uitgebreidheid vooral voor de diepte-ligging der oogen.

2) Accommodatie voor de nabijheid en grootte en ligging der pupil zijn zeker niet geheel zonder invloed op de grenzen van 't gezichtsveld. Het uitpuilen der oogen, aan gezegde accommodatie verbonden (verg. Onderzoekingen 2e reeks. D. III. bl. 298), kan de waarden der eerste reeks iets verhoogen,

gewoonlijk, het blikvlak daarbij naar beneden gericht, dan wordt het binoculaire gezichtsveld door den neus beperkt, — des te meer, hoe sterker de convergentie. Met toenemende convergentie laat men het blikvlak daarom weder stijgen, en nu is het opmerkelijk, dat, althans voor mijn oogen, zoodanig stijgen tevens voor het samenvallen der schijnbaar horizontale meridianen in het horoptervlak gevorderd wordt 1). Blijkbaar kunnen dus ook de rolbewegingen van het oog zich in harmonie met de grenzen van het binoculaire gezichtsveld ontwikkelen. Overigens beantwoorden de grenzen van het gezichtsveld in het algemeen aan de eischen voor de veiligheid onzer lichaamsbeweging. In den primairen stand wordt de bodem voor ons zichtbaar, waar we bij de eerstvolgende schreden den voet zetten, en zelfs bij matig gebogen hoofd vallen voorwerpen, waartegen wij het hoofd zouden kunnen stooten, nog binnen het gezichtsveld. Alléén wanneer we in de nabijheid zien, richten wij het blikvlak sterk naar beneden; maar wij plegen daarbij te staan of te zitten en kunnen dus een uitgebreid gezichtsveld naar boven nu ontberen. Wat aangaat de horizontale richting, herkennen we het terrein steeds voldoende, om zonder gevaar zijdelings uit te wijken. En reikt bij vele dieren het gezichtsveld verder naar achteren dan bij den mensch, wij zijn niet gewoon ons ruggewaarts te bewegen, noch als vele dieren gedwongen, steeds tegen een dreigenden vijand op onze hoede te zijn: trouwens, door eenig geluid opmerkzaam gemaakt, zien we door draaiing van hoofd en oogen ook snel in iedere

en verwijding der pupil kan in de tweede reeks de randen van een verstrooiingsbeeld iets vroeger zichtbaar maken. Maar voorschands zou een nadere analyse van dien invloed geen belang wekken.

1) Vergelijk Onderzoekingen. 3^{de} Reeks D. IV. bl. 93.

richting achter ons. — Zoover de grenzen van 't gezichtsveld reiken, roept tevens het indirecte zien den blik op ieder buitengewoon verschijnsel, en onze behoeften uit dit oogpunt strekken zich wel niet verder uit dan de eischen voor de veiligheid onzer beweging.

Den grond van alle zoodanige betrekkingen vind ik in de wet van oefening, zooals zij in 1848 door mij werd ontwikkeld, zonder voorbij te zien, dat ook natuurkeus daarop haren invloed kan doen gelden.

In hoeverre de grenzen van 't gezichtsveld bij anderen door de omringende deelen mogen beperkt worden, kan ik niet met voldoende nauwkeurigheid beoordeelen. Bepalingen ontbreken niet. U schakoff 1) geeft zelfs de verschillen dier beperking aan voor verschil van refractietoestand, en Dobrowolsky 2) gaat reeds een stap verder en meent van die verschillen te kunnen rekenschap geven. Maar het is mij niet gebleken, dat bij die bepalingen zorg was gedragen voor het waarnemen in den primairen stand en voor het uitsluiten van bewegingen van het hoofd. Dit is intusschen een eerste voorwaarde voor een betrouwbaar resultaat. Wordt het hoofd te veel gebogen of opgericht, het aangezicht zijdelings gewend, zoo gaat de fout in haar geheel op de uitkomsten der eerste reeks over: die fout kan verscheidene graden bedragen. En op de bepalingen der tweede reeks doet zij zich alvast in zooverre gevoelen, als bij het richten der gezichtslijn buiten het nulpunt van den boog de corresponderende meridiaan van het oog van richting verandert, en de meridiaan, waarin de meting wordt volbracht, dus niet de bedoelde

1) Nagel's Jahresbericht über 1870. S. 131.

2) Klinische Monatsblätter. B. X. S. 159.

is. De bepalingen voorts van Landolt zijn reeds daarom voor mijn doel onbruikbaar, omdat hij de blinde vlek tot centrum maakte. Daaraan is het wel hoofdzakelijk toe te schrijven, dat hij naar de mediaanzijde de groote beperking vond, waarop Aubert opmerkzaam maakte. Zoo blijven ons alléén de uitkomsten over, door Förster op het rechter oog van Aubert verkregen. Of bij die bepaling het hoofd gefixeerd werd en wel in den primairen stand, vind ik niet vermeld. Ook zijn de uitkomsten te veel in vijftallen van graden aangegeven, om te kunnen aannemen, dat het daarbij om de grootste nauwkeurigheid te doen was. Maar in de hoofdzaak stemmen de uitkomsten toch geheel met de mijne: geen beperking hoegenaamd door de omringende deelen in den horizontalen meridiaan, aanzienlijke beperking alléén in de richting naar boven. Die overeenstemming heeft des te grooter beteekenis, omdat er een groot verschil is in de uitgebreidheid van ons gezichtsveld, bedragende, in den horizontalen meridiaan, bij Aubert slechts 145° , bij mij niet minder dan 164° . Dus, onder zeer verschillende beperking door de omringende deelen, telkens zoodanige absolute grenzen als met die beperking in overeenstemming zijn! Het verband is alzoo niet twijfelachtig. Ten overvloede heb ik nog bepalingen gedaan op een vijftal personen omtrent de grenzen in den horizontalen meridiaan (90° en 270°), met zooveel nauwkeurigheid als mogelijk was, zonder den primairen stand rechtstreeks op te zoeken. Er werd, namelijk, gezorgd, dat het knooppunt van het oog met het krommingsmiddelpunt van den perimeterboog genoegzaam samenviel, en aan het hoofd zoodanige stand gegeven, dat de horizontale meridiaan door het meest wijkende gedeelte van den neuswortel ging: inderdaad schijnt dit voor den primairen stand te gelden. De handen van achteren tegen de slapen

leggende, trachtte men nu verder het hoofd van den onderzochten persoon zóó te draaijen, dat de gezichtslijn loodrecht op de grondlijn kwam te staan. De uitkomsten zijn zeer bevredigend:

NAMEN.	GRENZEN BIJ 90°		GRENZEN BIJ 270°	
	relatieve.	absolute.	relatieve.	absolute.
Bouvin.	102.	102.	61.	61.
Goenee.	102.	102.	61.	60.
ten Bosch.	102.	102.	61.	61.
Paling	104.	105.	62.5	62.5
Verhoeff	97.	97.	53.	54.

Opmerkelijk is, dat bij Verhoeff, die diepliggende oogen heeft, evenals bij Aubert, de kleine relatieve uitbreiding door de absolute ook weder niet overschreden wordt.

Alvorens nu naar den oorsprong te vragen der absolute grenzen van het gezichtsveld, in verschillende richting, hebben wij te onderzoeken, of ook de grenzen van het netvlies aan die absolute grenzen beantwoorden. Wij willen dit in het bijzonder nagaan voor den horizontalen meridiaan.

Van verschillende zijden is opgemerkt, dat het netvlies, gerekend tot de ora serrata, aan de mediaanzijde zich verder naar voren uitstrekt dan aan de temporaalzijde, en onder anderen heeft U schakoff daarin den grond willen vinden van het verschil in uitgestrektheid van het gezichtsveld in de daaraan beantwoordende richtingen. Op een paar oogen heb ik mij overtuigd, dat, gerekend van den rand van het hoornvlies, het netvlies aan de mediaanzijde werkelijk 0.5 tot 1 m. m. meer naar

voren reikt dan aan de temporaalzijde. Bovendien ligt, in het emmetropische oog, de fovea centralis van het netvlies ongeveer 1.3 m.m. temporaalwaarts van het punt, waar de hoornvliesas het netvlies snijdt. Het netvlies vormt dus, van de fovea tot aan de ora serrata, aan de temporaalzijde een korteren boog dan aan de mediaanzijde. Maar het verschil bedraagt wel niet meer dan 2 m.m., en dit bedrag wordt uit het knooppunt onder een hoek van slechts 12° à 13° gezien. Hiermede wordt dus geen rekenschap gegeven van een verschil van meer dan 40° tusschen de uitgestrektheid van het gezichtsveld naar de mediaan- en de temporaalzijde. Deze uitkomst voert tot het besluit, dat het netvlies aan de temporaalzijde, gerekend van de ora serrata, over een uitgestrektheid van verscheidene millimeters ongevoelig is.

Ik wenschte mij hiervan nu ook op directe wijze te vergewissen.

Te dien einde onderzocht ik in de eerste plaats, onder welken hoek met de gezichtslijnen men van de temporaal- en van de mediaanzijde met den oogspiegel uit den fundus oculi gereflecteerd licht kan waarnemen. Hierbij bevond het onderzochte oog zich eenige c.M. boven het krommingsmiddelpunt van den perimeterboog en fixeerde in horizontale richting een punt boven het nulpunt van den boog, terwijl de oogspiegel op gelijke hoogte boven den perimeterboog verschoven werd. Op deze wijze werden de grenzen spoedig gevonden. Natuurlijk moest voor het onderzoek naar de mediaanzijde het aangezicht voldoende naar dien kant gedraaid worden, maar bleef toch de gezichtslijn op 0° gericht. Bij Dr. Bouvin vond ik van de mediaanzijde reflexie tot 76° , van de temporaalzijde tot 86° : dus resp. ($76^{\circ} - 61^{\circ} =$) 15° verder en ($86 - 102 =$) 16° minder ver dan het gezichtsveld reikt.

Bij Goenee werd van de mediaanzijde tot 78° à 79° , van de temporaalzijde tot 94° het gereflecteerde licht waargenomen, naar de mediaanzijde dus 18° verder, naar de temporaalzijde 10° minder ver dan de voor het gezichtsveld gevonden grenzen (zie bl. 323). — De bepaling was geschied in betrekking tot de gezichtslijn: om over symmetrie van het oog te kunnen oordeelen, moest zij tot de hoornvliesas worden teruggebracht. Bij Dr. Bouvin nu bleek hoek γ $4^{\circ}.5$, bij Goenee $7^{\circ}.5$ te bedragen 1). Met deze correctie worden de grenzen voor Bouvin tot $76 + 4.5^{\circ} = 80^{\circ}.5$ en tot $86 - 4.5^{\circ} = 81^{\circ}.5$ teruggebracht, voor Goenee tot $94^{\circ} - 7^{\circ}.5 = 86^{\circ}.5$ en tot $78.5 + 7^{\circ}.5 = 86^{\circ}$. Het blijkt dus, dat aan beide zijden der hoornvliesas het door den fundus oculi teruggezonden licht ongeveer onder gelijke hoeken merkbaar wordt, van de mediaanzijde aanmerkelijk verder, van de temporaalzijde minder ver dan het gezichtsveld reikt.

In de tweede plaats onderzocht ik, hoever van den rand der cornea ik drukken moet, om phosphène op te wekken, en in welke richtingen zich deze dan vertoont. En het bleek daarbij, dat die afstand aan de temporaalzijde ongeveer 4 millimeters grooter zijn moet, dan aan de mediaanzijde, en dat de richtingen, waarin ze zich projiciëeren, aan de grenzen van het gezichtsveld beantwoorden. In den primairen stand valt bij temporale drukking de phosphène juist met den neuswortel samen, en komt bij nasale drukking blijkbaar minstens 100° naar buiten te voorschijn. Zeer leerzaam is het gelijktijdig opwekken van de uiterste temporale phosphène op het eene en de uiterste nasale op het andere oog: men overtuigt zich daarbij, dat de eerste zich

1) γ is de hoek tusschen de gezichtslijn en de normaal op het midden der cornea, in den regel nauwelijks afwijkende van den hoek α tusschen de gezichtslijn en de lange as.

30° à 40° verder van het mediaanvlak uitstrekt dan de laatste. Ik trachtte verder de grens op het eene oog door een direct beeld of nabeeld, die op het andere door phosphène te vinden, en door vergelijkende projectie den hoek nauwkeurig te bepalen, maar verkreeg geen scherper uitkomsten dan met de twee phosphènes. Afdoende waren ze intuschen in allen deele.

Eindelijk wenschte ik de netvliesbeelden zelven te bezigen.

Richt men het oog een weinig naar buiten, dan ziet men aan de nasaalzijde het beeld eener sterk naar buiten gehouden vlam, vooral bij blonde individuen, door de sclera heenschemen. Men kan voor iederen hoek, waaronder het licht invalt, den afstand meten van het beeld tot aan den rand der cornea. Maar aan de temporaalzijde is in gewone gevallen het beeld niet te zien: draait men het oog mediaanwaarts, dan belet de neus het excentrisch invallen van licht en draait men het buitenwaarts, dan verbergt zich de sclera achter den buiten-ooghoek. Zelfs het terugkaatsen der vlam op een klein metalen spiegeltje, bevestigd aan een neusdeksel, dat tot aan den inwendigen ooghoek reikte, beantwoordde niet aan het doel. Ik hoopte op geschikte gevallen van exophthalmos, en die lieten zich niet wachten. De Heeren Grossmann en Mayerhausen hadden de goedheid zich met het onderzoek van een van deze te belasten. Hun verslag luidt als volgt:

Anamnese. Cornelia Bakker, aus Amsterdam, 20 Jahr alt, war in ihrer Jugend nie krank. Von ihrem 10ten Jahre an beobachtete sie ein stärkeres Hervortreten des linken Bulbus. Später stellten sich zeitweise Kopf- und Augenschmerzen ein, an denen Patientin jetzt noch öfters leidet; doch kann der Beginn dieses Uebels nicht genau angegeben werden. Die Zunahme der Pro-

trusio bulbi war eine ganz allmähliche, und wird angegeben, dass besonders nach längerem „Gehen gegen den Wind“ eine temporäre Vermehrung der Protrusion sich einstellt, die jedoch nach kurzer Zeit wieder verschwindet. In der Familie der Kranken ist ein ähnlicher Fall nicht bekannt.

Status praesens. Patientin ist von blonder Haarfarbe und im allg. gesundem Aeusseren. Der linke Bulbus zeigt eine relative Protrusion von 7mm (die absolute Protrusion beträgt 18mm, mit dem Snellen'schen Statometer bestimmt). Ausserdem bietet die äussere Configuration des Auges durchaus keine Abnormität.

Tension ist ebenfalls normal. Die *Refraction* ist für das linke Auge H. 0,5 Ah. 0,75 (+ 45°), für das rechte = M 0,5.

Sehschärfe beträgt für beide Augen fast $\frac{6}{6}$.

Das *Gesichtsfeld* des linken Auges mit dem Förster'schen Perimeter durch Verschiebung des mit einem weissen Papierehen versehenen Reiters in gewöhnlicher Weise mit *Fixation auf den Nullpunkt* des Gradbogens gemessen, erstreckt sich in den ganz normalen Grenzen nach aussen bis 96°, nach innen bis 6°.

Wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen, konnte also das in Rede stehende Auge in Bezug auf seine Funktionen durchaus als ein normales gelten, und die an demselben gefundenen Resultate ohne weiteres auf jedes andere gesunde Menschenauge übertragen werden, während auf der andern Seite der enorme *Exophthalmus* Messungen möglich machte, die bei einem in Bezug auf seine Lage normalen Bulbus unausführbar sind. Als drittes glückliches Moment kommt noch die bei blonden Individuen bestehende *Pigmentarmut* der Netzhaut und in Folge dessen *Diaphanität* der Sclera hinzu.

Dieselben oben angegebenen Perimeterwerthe wurden erhalten, wenn anstatt des Reiterchens eine stark leuchtende Gasflamme auf dem Perimeterbogen hin- und herbewegt wurde, nur mit dem Unterschiede, dass dann auf der temporalen Seite die Flamme noch bei ca. 106° als ganz diffuses Licht gesehen wurde. Atropinisirung vergrösserte die Breite des Gesichtsfeldes nicht um einen Grad.

Der mit dem Ophthalmometer nach der Donders'schen Methode gefundene Werth für Winkel γ beträgt für das protrudirte Auge 6°.

Wurde demnach als Fixationsobject nicht der Nullpunkt des Perimeters, sondern ein 6° nach rechts gelegener Punkt gewählt, so dass also die Corneamitte gerade dem Nullpuncte gegenüber stand, so hatte das Gesichtsfeld auf der temporalen Seite natürlich seine Grenze bei $96_\circ - 6 = 90_\circ$, während auf der nasalen Seite dieselbe sich bei $60_\circ + 6_\circ = 66_\circ$ befand.

Da, wie erwähnt, Patientin blond war, konnte man sehr gut das auf der Retina entworfene Flammenbildchen durch die Sclera hindurchschimmern sehen und auf dieser die Entfernung des Bildchens vom Cornealrande mittelst eines mit Nonius versehenen Schieberzirkels ziemlich genau messen, und so auch die einer Verschiebung der Flamme längs des Perimeterbogens entsprechende Verschiebung des Bildchens auf dem Bulbus bestimmen.

Diese Sichtbarkeit des Flammenbildchens hatte jedoch nach vorn zu eine gewisse Grenze, indem dasselbe, wegen des in Folge der schlitzförmigen Projection der Pupille geringen einfallenden Strahlenkegels allmählich so lichtschwach wurde, dass es nicht mehr deutlich zu erkennen war, bis es schliesslich ganz verschwand. Ebenso war den Messungen nach hinten eine bestimmte Schranke gesetzt, einerseits, weil die Drehung des Bulbus nach der entgegengesetzten Seite natürlich nur bis zu einem bestimmten Punkte möglich war, anderseits aber die Bildchen wegen der auf der Sclera aufliegenden Recti so schwach erschienen, dass sie für eine genaue Messung nicht verwerthbar waren.

Es stellte sich nun heraus, dass bei der dem Winkel γ entsprechenden Fixation von 6° nach rechts vom Nullpuncte die *kürzeste Entfernung* von der Cornea, in welcher das Bild der Flamme auf der *temporalen* Seite noch deutlich durchschien, 8mm betrug, dass jedoch die Flamme hier von der Patientin noch *nicht percipirt* wurde. Dieser Stand des Bildchens entsprach einem Stande der Flamme bei 90° der rechten Perimeterhälfte. Erst in einer Entfernung von $12,1\text{mm}$ vom Hornhautrande trat Perception ein, und entsprach diese Stelle 66 Perimetergraden. Die *Grenze der Messbarkeit* des Bildes nach *hinten* lag auf der temporalen Seite bei 17mm vom Cornealrande, entsprechend einem Stande der Flamme bei 40 Perimetergraden.

Was die *nasale* Seite betrifft, so fiel hier das erste deutliche *Durchscheinen* des Bildchens mit der *Perception* der Flamme zusammen

und zwar in einer Entfernung von 8mm vom Hornhautrande, entsprechend der Grenze des Gesichtsfeldes nach der entgegengesetzten Seite, nämlich 90 Perimetergraden. Die *Grenze der Messbarkeit* des Bildes nach *hinten* lag jedoch hier schon bei 15,7mm, entsprechend einem Stande der Flamme bei 50° der linken Hälfte des Gradbogens.

Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass, um die Messung der dem hinteren Pole benachbarten Bilder zu ermöglichen, das Auge eine Anzahl Grade nach der entgegengesetzten Seite fixiren musste, und die den Bilddistanzen entsprechenden Gradentfernungen auf die ursprüngliche Stellung (nämlich Fixation 6° nach rechts vom Nullpunkte) reducirt wurden.

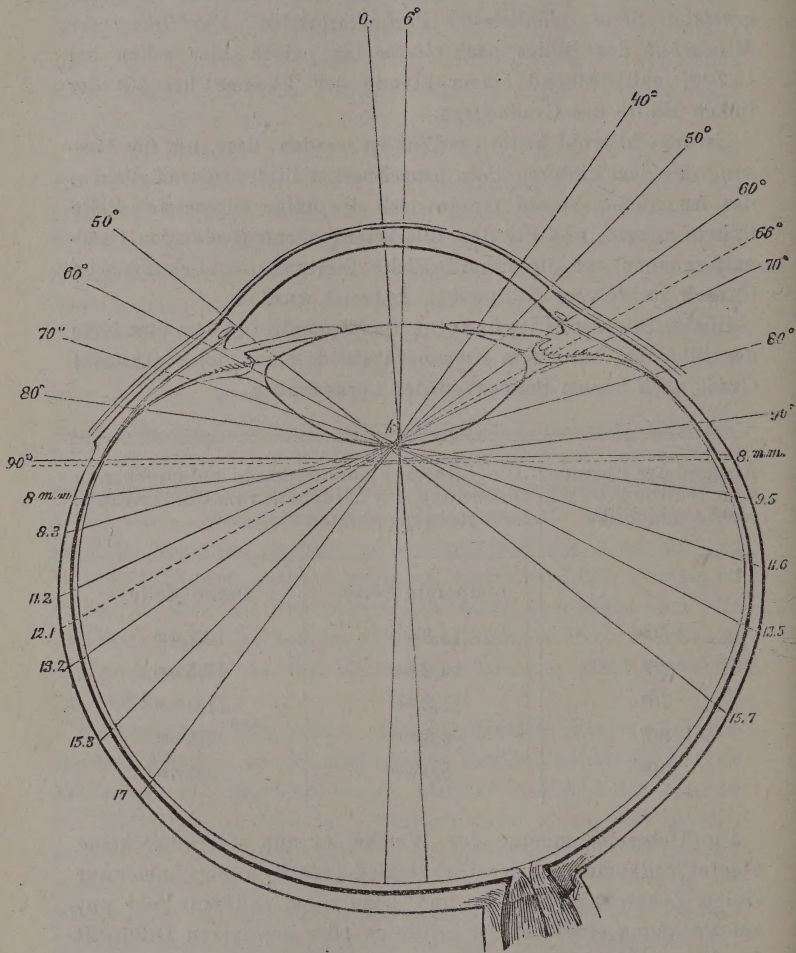
Höchst interessant ist übrigens die Symmetrie in dem Standorte der Bildchen, bei einem Flammenabstande einer gleichen Anzahl Grade nach beiden Seiten von der Cornealmitte.

Abstand der Flamme vom Nullpunkt nach rechts und links.	Die diesem Flammenstande entsprechende Entfernung des Bildchens vom Cornealrande der entgegengesetzten Seite.	
	temporale Seite.	nasale Seite.
50°	15,3 mm	15,7 mm
60°	13,2 mm	13,5 mm
70°	11,2 mm	11,6 mm
80°	9,3 mm	9,5 mm
90°	8,0 mm	8,0 mm

Die Uebereinstimmung der Werthe ist nun allerdings keine absolut vollkommene; der Unterschied jedoch beträgt immer nur einige Zehntel Millimeter, und kann diese Differenz sehr gut auf Rechnung eines bei der grösseren oder geringeren Diffusität des Flammenbildchens begangenen Messfehlers gesetzt werden.

Graphisch finden sich diese Verhältnisse in der beigegebenen Figur 2 dargestellt. Der Perimeterkreis, dessen Grade bezeichnet sind, ist aus dem hinteren Knotenpunkte des Auges k_2 beschrieben, der Ort der Bildchen mit dem entsprechenden Flammenstande am Perimeter durch gerade Linien verbunden.

Fig. II.



Aus der Figur ergibt sich, dass die Linien sich alle nahezu in einem Punkte kreuzen, der etwas tiefer im Auge liegt, als die aus Ophthalmometerbeobachtungen abgeleitete Lage von k_2 . Nur eine Linie kreuzt die Gesichtslinie bedeutend weiter nach hinten, nämlich die von 15.7 mm. zu 50°: wahrscheinlich ist der

an der anderen Seite gefundene Werth, 15.3 min. zu 50°, der richtige. — Weiter sieht man, dass an der Medianseite die Bilder 8mm. hinter der Hornhaut schon merkbar werden, die an der Schläfenseite erst 12.1mm, ein Unterschied van 4.1mm. —

Een tweede geval leverde mij nagenoeg dezelfde uitkomsten.

Het gold een blonden 17-jarigen knaap, schipper van beroep. In Juli 1856, onder hevige hoofdpijn, eerst meer aanhoudend, daarna bij aanvallen, heeft zich aan de rechter zijde amblyopie met gezichtsveldsbepierking, aan de linker zijde allengs exophthalmos ontwikkeld, die nu, April 1877, sedert 3 maanden stationair, misschien zelfs een weinig aan het afnemen was. Dit oog had volle gezichtsscherpte. De grenzen van 't gezichtsveld waren eveneens normaal, 100° aan de temporaal, 58° aan de nasaalzijde, en werden scherp aangegeven. Ook de bewegingen waren, in weerwil der belangrijke uitpuiling, weinig gestoord. Het oog was emmetropisch. De oogspiegel vertoonde geen afwijkingen, hoegenaamd, op 't rechter (amblyopisch) oog daarentegen eene tamelijk gevorderde atrophia n. optici. Door de sclera der blauwe ooggen schemerden aan temporaal- en nasaalzijde de netvliesbeelden eener vlam duidelijk door. De hoek γ bedroeg 5°. Na correctie, reductie dus der waarnemingen op de hoornvliesas, vond ik:

Afstand van hoornvlies.		
	temporaal-zijde.	nasaal-zijde.
65°	12.2 mm.	11.9
75°	10.35	
85°	8.55	8.6
95°	7.5	

In onderstaande tabel zijn deze uitkomsten met die van 't vorige geval vereenigd:

Afstand van hoornvlies.		
Geval.	temporaal-zijde.	nasaal-zijde.
I. 40°	17	
I. 50°	15.3	15.7
I. 60°	13.2	13.5
II. 65°	12.2	11.9
		22

I.	66°	12 1	
I.	70°	11.2	11 6
II.	75°	10.35	
I.	80°	9.3	9° 5
II.	85°	8 55	8° 6
I.	90°	8	8
II.	95°	7° 5	

De overeenstemming in deze beide emmetropische oogen is treffend genoeg. Het zou niet onbelangrijk zijn, bij voorkomende gelegenheid, de methode ook op myopische en hypermetropische oogen toe te passen. — Dezer dagen zag ik een geval van morbus Basedovii, waarop de doorschemerende beelden ook aan de temporaalzijde goed te zien waren. Doch aangezien deze oogen emmetropisch waren, achtte ik het minder noodig, hier ook de ligging dier beelden weder te bepalen.

Het kan nu aan geen twijfel meer onderhevig zijn, dat de netvliesbeelden, in betrekking tot het hoornvlies, voor gelijke hoeken eene genoegzaam symmetrische ligging hebben, en dat de gevoeligheid van het netvlies, gerekend van den rand der cornea, aan de temporaal-zijde eerst ongeveer 4 mm. meer naar achteren aanvangt dan aan de nasaal-zijde.

Onderscheidt zich nu het ongevoelige stuk door zijnen bouw? Het bleek niet, dat met het oog op deze vraag de nasaal- en temporaalzijde vergeleken waren. Dr. Sattler uit Cincinnati, die zich hier met het onderzoek van het netvlies bezig hield, had de goedheid, daarop nu bijzonder te letten, en deelde mij het volgende mede:

Von der Macula nach der Peripherie zu nimmt die Retina allmählig an Dicke ab, bedingt durch eine Abnahme der einzelnen Schichten. An der Ganglienzellenschicht ist dies am ausgeprägtesten, dann an der Nervenfaserschicht und äusseren granulirten Schicht: die Elemente der Körnerschichten haben auch an Zahl abgenommen, ebenso auch die der Stäbchen und Zapfen, die nicht mehr in massenhafter Anzahl vorhanden sind.

Mit dieser allmählichen Verminderung der einzelnen Schichten

tritt die Stützsubstanz bedeutend an Mächtigkeit hervor, so dass in der Gegend der Ora serrata sie eine Säulen oder-Pallisadenförmige Anordnung annimmt.

Die Ora serrata und angrenzenden Partien wurden von Henle und Heinrich Müller zuerst genau untersucht. Ersterer constatirte namentlich die Fortsetzung der Retina in der Form einer einfachen Zellschicht auf die Corona ciliaris. H. Müller stimmte dieser Ansicht bei und hob hervor dass die indifferenten Zellen der Pars ciliaris eine Fortsetzung der ihrer specifischen Elemente entkleideten Netzhaut waren. Was das Verhalten der specifischen Elemente der Netzhaut an und in unmittelbarer Nähe der Ora betrifft, fand H. Müller, dass die sämmtlichen Schichten bis in die Nähe der Ora so abgenommen haben, dass die Dicke derselben nur 0.12 bis 0.14 mm. beträgt. Nerven und Ganglien-Kugeln sind sehr sparsam geworden. Stäbchen und Zapfen sind deutlich, wenn auch etwas niedriger geworden. An der Ora selbst verdünnt sich die Retina sehr rasch, wiewohl ohne markirten Absatz, zu jener einfachen Zellschicht. Senkrechten Schnitten durch den vorderen Theil der Retina, hauptsächlich an Augen älterer Personen, findet man, dass das Aufhören der Retina oft durch jähen Abfall oder höckerartigen Vorsprung markirt ist und nicht selten in den allervordersten Partien eine geringe Dickenzunahme mit Lücken- und Spaltenbildung. Heinrich Müller schrieb diesen Befund der Einwirkung der Conservations-Flüssigkeiten zu: von Iwanoff und Merkel wurde dies aber als Alterserscheinung gedeutet und Oedem der Netzhaut genannt. Die Lücken, die unter einander zusammenhängen, sind mit seröser Flüssigkeit angefüllt und können zu einer erheblichen Atrophie der Netzhaut an den betreffenden Stellen führen. Unter 48 Greisen-Augen fand Max Schultze 26 mit Oedem der Netzhaut; er erklärte auch, dass dieser Process sich nicht allein auf die Ora serrata beschränke, sondern auch an anderen Theilen der Netzhaut vorkomme.

In unmittelbarer Nähe der Ora in einem sehr beschränkten Raume lösen sich die bis dahin regelmässig geordneten Elemente der Netzhaut in das engmaschige, säulenartig angeordnete Stützfaser-Geflecht, welches unregelmässig mit zelligen Elementen angefüllt ist, auf. Diese sind wahrscheinlich mit den Körnern identisch. Von Pacini werden sie als Ganglien-Kugeln aufge-

fasst. Was nun das Verhalten der einzelnen Schichten zu einander betrifft, so findet man an senkrechten Durchschnitten, dass Nervenfasern bis an das vorderste Ende gehen und dass dort wahrscheinlich derselbe Zusammenhang besteht, wie in den anderen Theilen ziemlich allgemein angenommen wird. An der Ora selbst sind die Nervenfasern schwer zu verfolgen, da die *limitans interna* daselbst einen sehr feinfaserigen Bau hat. An in Osmiumsäure erhärteten Flächen-präparaten gelang dies besser, jedoch auch unvollständig. Wurden aber kleine Stückchen von 1, 2 oder 3 mm. Entfernung von der Ora zerzupft, so fand man immer deutliche Nervenfasern.

Ganglienzellen waren schwer nachzuweisen und wurden nur sehr vereinzelt gefunden.

Die äussere granulirte Schicht erscheint als deutlicher aber stetig abnehmender Saum bis an die äusserste Grenze.

Die Körnerschichten nähern sich, indem die einzelnen Elemente schon spärlicher geworden, einander mehr und mehr; die äussere granulirte Schicht wird bald zu einem schmalen Saume reduziert und bei der Auflösung der typischen Schichtung verschwindet sie gänzlich. Etwas vor der allgemeinen Auflösung verschmelzen die beiden Körnerschichten zu einer einzigen Lage. Erhärtete Durchschnitte wie auch Zerzupfungs-Praeparate zeigen ein eigenthümliches Verhalten der Stützfasern zu den Körnern. Sie scheinen scheidenartige Ueberzüge der Körner zu bilden; oft sieht man ein, häufiger aber zwei oder drei Körner in solchen säulenartigen Ueberzügen. Weitere Isolation zeigt die Körner mit ihren bipolaren Fortsätzen, ihren Zusammenhang unter einander wie auch den innigen Zusammenhang mit den Zapfen und Stäbchen.

Das Vorhandensein von Stäbchen und Zapfen in den äussersten Retinal-Theilen ist deutlich nachweisbar. Die Anordnung scheint äusserst variabel. Max Schultze nimmt an, „dass die Vertheilung der Stäbchen und Zapfen dieselbe bleibt von einer gewissen den gelben Fleck umkreisenden Linie, bis zur Ora serrata: etwa 3—4 Stäbchen in gerader Linie zwischen zwei Zapfen.“ Die Zapfen der Ora differiren von denen aus anderen mehr centralen Theilen, indem ihre Längen-Dimension geringer ist (H. M üller). Merkel bestätigte dies für Menschen und verschiedene Thieren (Huhn, Rind, etc.). Dann erscheinen sie auch wie von oben

nach unten comprimirt, mit breiten Zapfenkernen und kürzeren wie eingeschobenen Endgliedern, und wird dies um so ausgesprochen je weiter man nach der Peripherie zurückt.

Von einem plötzlichen Aufhören einer oder mehrerer Schichten ist nichts zu sehen; alle Schichten lassen sich bis an die Auflösungsstelle verfolgen und sind sie auch an dieser Stelle an Zerpupfungspräparaten, mit Ausnahme vielleicht der äusseren granulirten Schicht, deutlich nachweisbar und scheinen die einzelnen Elemente auch dort denselben Connex einzugehen wie in anderen Theilen 1).

Mit Rücksicht auf die ungleiche Ausdehnung der Lichtempfindlichkeit auf der nasalen und auf der temporalen Seite der Netzhaut, wurde nach etwaigen Strukturunterschieden auf diesen beiden Seiten gesucht. Eine genaue Prüfung vieler Durchschnitts- sowohl wie Zerpupfungs-präparate von den an die Ora gränzenden Partien der inneren und äusseren Netzhauthälfte lieferte aber ein durchaus negatives Resultat. Auf beiden Seiten zeigten allgemein gleichweit von der Ora entfernte Stellen gleiche Structur.

Heeft het onderzoek van Dr. Sattler nog niet de grootste nauwkeurigheid bereikt, zooveel is althans gebleken, dat ook ter plaatse, waar het netvlies voor verschillende prikkels ongevoelig is, de gewone morphologische elementen niet ontbreken. Maar zonder merkbaar verschil in vorm, zouden samenstelling en omzetting van de norma kunnen afwijken, en daarmede de functie zijn opgeheven. Voor die afwijking zal de ontdekking van Boll wellicht het criterium leveren. Men heeft reeds opgemerkt, dat in de peripherische deelen, tot op eenigen afstand van

1) Für die Stäbchen und Zapfen mit ihren anhaftenden körnern wurde von Henle beim Menschen und einigen Säugethieren eine Umhüllungsmembran beschrieben.

Landolt beschrieb denselben Befund beim Frosche.

An Zerpupfungspräparaten erscheinen sehr oft grosse Verschiedenheiten in der Anzahl: oft sind die Zapfen in grösseres Anzahl und oft die Stäbchen, — dies für die äusserste Peripherie an Stückchen von 2, 3, 4 mm. von der Ora.

de ora serrata, het netvlies geen „Sehroth” ontwikkelt’ zonder er op te letten, of in iedere richting die afstand dezelfde is. Zouden nu wellicht de grenzen van het „Sehroth” aan die van het gezichtsveld beantwoorden? Het laat zich vermoeden, maar ik had nog geen gelegenheid, mij er van te vergewissen.

Hoe het zij, het staat vast, dat een gedeelte van het netvlies ongevoelig is voor prikkels, en nu is het de vraag, of die toestand aangeboren dan wel verkregen is. In het aanwezig zijn van het orgaan, en wel zonder kennelijke verandering der structuur, schijnt een argument gelegen voor het individuëel ontstaan. Toch hechte men daaraan niet te veel. Darwin deed reeds opmerken, dat sommige organen zich in het nageslacht handhaven, nadat ze hebben opgehouden physiologisch werkzaam te zijn, en wijst, onder anderen, op de oorspiëren bij den mensch. Een tweede argument is de gemakkelijheid, waarmêe torpor in het algemeen optreedt in die gedeelten van het netvlies, waarvan we in ’t belang der functie psychisch abstraheeren. Bij monoculair convergeerend scheelzien bereikt de torpor binnen betrekkelijk korten tijd soms reeds een belangrijke hoogte. En ook hier is verandering noch ophthalmoscopisch te bespeuren, noch anatomisch gebleken. Bevreemden zou het ons zeker niet, wanneer op de torpide gedeelten ook hier het Sehroth niet tot ontwikkeling kwam, en dus een centrale invloed op die ontwikkeling zou blijken te bestaan. Maar, afgezien hiervan, is het feit op zich zelf reeds interessant, omdat het ons eenig genetisch inzicht geeft in de beperking van het absolute gezichtsveld binnen de grenzen van het relatieve. Men heeft wel gezegd, dat de beperkende deelen toch ook voorwerpen zijn, die licht in het oog zenden, en daarom ontkend, dat zij oorzaak

zouden kunnen zijn van den torpor der corresponderende gedeelten. Maar die redeneering ziet voorbij, dat niet de duisternis, maar de psychische abstractie van den prikkel ongevoelig maakt. Zoo is het in 't geval van scheelzien, waarbij het afwijkende oog beelden ontvangt, die de waarneming met het andere oog belemmeren, en de torpor het sterkst intreedt in de gele vlek en hare omgeving, welker beelden het meest hinderen. Zoo ook kan het zijn ten aanzien der beperkende deelen. Bij het zien in den primairen stand zou het beeld van den neus beantwoorden aan het temporaal-peripherisch gezichtsveld van het andere oog, en dus slechts storen, zonder voordeel aan te brengen. Zelfs wanneer bij zijdelings gerichte bliklijnen of bij matige convergentie het beeld van den neus op gevoelige deelen van het netvlies komt te vallen, plegen wij het te ignoreeren, en onder sterke convergentie, waarbij dit wellicht niet gelukken zou, richten wij, zooals ik reeds deed opmerken, het blikvlak meer naar boven, en breiden daardoor tevens het binoculaire gezichtsveld verder uit.

In betrekking tot de grenzen van 't gezichtsveld naar boven en beneden, zijn geen beelden te onderdrukken, die elkander wederzijds zouden kunnen storen; maar buiten die grenzen valt niets voor, wat verdient de aandacht te trekken, en het wordt om deze reden verwaarloosd.

Het fundamenteele feit der hier voorgedragen theorie is dit: dat het mede van den wil of van de opmerkzaamheid afhankelijk is, welk beeld, bij den wedstrijd der oogen, uit twee vormen of twee kleuren de overwinning zal behalen, een feit, waarop Helmholtz vooral gewezen heeft.

Op grond van het bovenstaande zou men mogen beweren, dat, wanneer bij de geboorte het netvlies tot op zijn uiterste grenzen gevoelig ware, zich, in verband met de omringende deelen, een zekere beperking zou ontwikkelen.

Maar volgt daaruit, dat die gevoeligheid bij de geboorte werkelijk bestaat? Integendeel! Veeleer ligt er in opgesloten, dat de torpor moet aangeboren zijn. Zal niet, ten slotte, typisch worden wat van geslacht tot geslacht de voorwaarde vindt voor zijn ontstaan? Zelfs zij, die geneigd zijn, in de voortgaande ontwikkeling der dierlijke vormen de natuurkeus op den voorgrond te brengen, ontkennen niet de wet van oefening, van „use and disuse”, noch de erfelijkheid van hetgeen door haar gewrocht is. Intusschen zijn overtuigende feiten hier nog schaarsch en onze kennis zoo fragmentair, dat men iedere gelegenheid moet te baat nemen, om ze uit te breiden. En in betrekking tot het vraagstuk, dat ons bezig houdt, mag men zich van het onderzoek wel eenige vrucht beloven. Beslissend zullen vooral de feiten zijn, die eenig licht geven omtrent het plaats maken van gevoel voor torpor of van torpor voor gevoel. Wij vragen dus, onder welke omstandigheden zoodanige overgang te wachten is, en onderzoeken, of en in hoever die heeft plaats gehad. Enkele gevallen heb ik kunnen nagaan. Bij strabismus divergens, waar de neus geen beperking gaf, waren de grenzen van 't gezichtsveld toch de gewone, zelfs in een geval van vermoedelijk aangeboren, typisch erfelijk strabisme. Ook in verschillende gevallen van exophthalmus had het gezichtsveld zich niet uitgebreid. Voor zoodanige uitbreiding zijn in het boven beschreven geval I, vooral wanneer het niet uitpuilende oog het gezicht geheel mocht verliezen, de omstandigheden zeker zoo gunstig mogelijk. Wat zal de tijd hier vermogen? Wat zou geschied zijn, wanneer zoodanige toestand op zeer jeugdigen leeftijd ware ingetreden? — Vroegtijdig verlies van een oog schijnt niet tot uitbreiding van het gezichtsveld op het andere te leiden, hoezeer bij ter zijde gericht blik aan de medi-

aan-zijde zou gewonnen worden en stoornis onder geenerlei omstandigheid daarvan te duchten ware. — Een individu, bij wien de rug van den neus zoo goed als ontbrak, had ook de beperking op de gewone plaats. Overigens leeren de gevallen van torpor bij strabismus convergens, dat zelfs verlies van het tweede oog de eenmaal verlorene gevoeligheid en de gezichtsscherpte niet meer te voorschijn roept, en het zou dus niet vreemd zijn, dat de gewone grenzen, wanneer ook niet aangeboren, bij exophthalmus, bij verlies van neus of anderszins niet weder overschreden werden. Alléén wanneer zeer kort na de geboorte, terwijl zich nog geen beperking kan ontwikkeld hebben, de voorwaarden voor de relatieve grenzen mochten gewijzigd zijn, zou men uit den negatieven invloed op de absolute eenig besluit kunnen trekken. Verlies van een oog komt kort na de geboorte niet zoo zeldzaam voor, en in zoodanig geval heeft de bepaling zeker reeds eenige waarde. Op lateren leeftijd laat zich eer nog een invloed verwachten van toevallig bijkomende beperking der relatieve grenzen door een gezwel; want, naar hetgeen wij bij convergeerend strabisme zien, zou torpor lichter ontstaan dan verdwijnen. Juist intusschen bij strabisme, zooals het onderzoek van enkele gevallen mij heeft geleerd, is de secundaire stoornis in haren aard en uitbreiding nog zeer onvolkomen onderzocht, en stellig is van die zijde meer licht te wachten. Met de waarneming kan verder proefneming hand aan hand gaan, in verband met de grenzen van 't gezichtsveld en van het binoculaire zien bij dieren, waarover wij spoedig een bijdrage van de Heeren Grossmann en Mayerhausen te wachten hebben.

Bij deze aanwijzing van het te onderzoeken veld meen ik mij thans te moeten bepalen. Onvruchtbaar zou het zijn, der bekende feiten reeds een conclusie te willen

afpersen. Waarschijnlijk zal die ook niet met een eenvoudig *ja* of *neen* te formuleeren zijn. Zekere speling in de absolute grenzen, ook bij verandering van refractie (progressieve myopie), in betrekking tot de relatieve, is niet te miskennen. Maar genoeg, — ik wenschte slechts een kleinen aanstoot te geven tot het verzamelen van feiten, waarvan vragen hare beslissing wachten, die nog een verdere strekking hebben dan de physiologie van het oog.

BEPALINGEN BETREKKELIJK HET GEZICHTSVELD BIJ EENIGE ZOOGDIEREN

DOOR

Dr. GROSSMANN EN Dr. MAYERHAUSEN.

Voor het menschelijk oog is de uitgebreidheid van het gezichtsveld met den perimeter gemakkelijk genoeg te bepalen. Wij kennen voldoende zijne grenzen in alle richtingen, en weten, dat het zich in horizontale richting voor elk oog ongeveer 100° temporaalwaarts en 60° mediaanwaarts uitstrekt. Dit vertegenwoordigt voor evenwijdige gezichtslijnen een binoculair gezichtsveld van $2 \times 60^\circ = 120^\circ$, waarbij dan ieder oog aan de temporaalzijde nog 40° verder reikt, en dus een vereenigd gezichtsveld van 200° . Bovendien is ons bekend, dat de gezichtslijn bij de meeste menschen gemiddeld een hoek van 5° vormt met de normale op het midden der cornea, hoek γ genoemd, en dat dus bij het zien op afstand de hoornvliessen naar buiten gericht zijn, divergeerende onder een hoek van ongeveer 10° . Bij hypermetropen kan die hoek tot 16° stijgen en pleegt bij myopen kleiner te zijn, — kan hier zelfs negatief worden.

Bij dieren stuit de bepaling van het monoculaire en

binoculaire gezichtsveld op groote moeielijkheid. De methoden, bij den mensch gebruikt, zijn hier niet aanwendbaar. En toch is het wenschelijk in hooge mate, ook bij dieren, in een opklimmende reeks, daaromtrent eenige kennis te erlangen, waardoor alléén de weg kan worden gebaad tot een inzicht in de genese dezer belangrijke functie. Er zijn dieren, wier vereenigd gezichtsveld in horizontale richting een volkomen kring, dus 360° , schijnt te bedragen, terwijl het binoculaire zien wellicht geheel ontbreekt. Anderen daarentegen, namelijk zekere aapsoorten, bij welke de grenzen van monoclair en binoclair gezichtsveld weinig van die van den mensch schijnen af te wijken, en ook de stand der oogen, zooals die door hoek γ wordt bepaald, daarmêe genoegzaam overeenstemt.

Om eenige nadere kennis hieromtrent te verkrijgen, staan ons verschillende wegen open.

Wat den stand der oogen betreft, heeft Johannes Müller 1) op een groot aantal schedels naar de divergentie der assen onderzoek gedaan. Hij ging van de onderstelling uit, „dass bei den Thieren die Ebene des Augenhöhlenrandes „auch zugleich die Ebene ist, auf welcher die Achsen „der Augen senkrecht sind.“ Iedere andere methode, om de divergentie der oogen bij het levend dier te bepalen, vindt hij veel onzekerder en moeielijker. In zijne tabellen geeft hij ons de convergentie C der genoemde vlakken; trekt men dit cijfer van 180° af, dan zou men de divergentie der oogassen vinden. In alle klassen van gewervelde dieren vond hij de uitkomsten zeer uiteenlopend. Onder de zoogdieren, b. v. bij de apen van 105° tot 158° , bij de vledermuizen van 52° tot 92° , bij de verscheurende dieren van 84° tot 114° , bij de tandelloozen van 6° tot

1) Vergleichende Physiologie der Gesichtssinnes. 1826 S. 142.

71°, bij de herkauwende van 42° tot 63°, bij de Cetacea van 15° tot 39°; onder de vogels van 10° (bij *Buceros excavatus*) tot 74° bij den uil. Onder de amphibiën, bij de schildpadden van 43° tot 73°, bij de kikvorschen van 23° tot 87°, bij de slangen van 22° tot 39°, onder de visschen van 0° tot 82°. Zelfs bij soorten van hetzelfde geslacht en bij variëteiten van dezelfde soort kwamen groote verschillen voor: bij *Cervus* van 43° tot 63°, bij *Phoca* van 61° tot 113°, bij *Hyla* van 23° tot 70°, bij *Cyprinus* van 23° tot 48°, — bij honden van 83° tot 105°. — Ook de bepalingen van Leuckart 1), die zich met de onderstelling van Müller vereenigt, gaven resultaten, welke met die van Müller overeenkomen, alléén zich binnen engere grenzen bewegende.

Bij zeer vele dieren convergeeren de vlakken der oogkuilsranden tevens naar boven, bij enkele, zooals bij de Cetaceën en zee-schildpadden, naar beneden. Ook deze hoeken heeft Müller gemeten en hierin insgelijks kolossale verschillen gevonden, bij papegaaien van 67° tot 160°, in het geslacht *Hyla* van 0° tot 109°, bij *Cyprinus* van 49° tot 145° enz. — Waar deze hoek groot is, komt het op de richting aan, waarin men den naar voren gericht hoek meten zal. Müller geeft bij horizontalen stand van den kop aan de beenen van den goniometer ook een horizontale richting. Of die horizontale stand nauwkeurig te bepalen is, en of daarmee een juist resultaat zou verkregen worden, meenen wij te mogen betwijfelen. Bovendien komen groote individuele verschillen voor, waarbij, zooals reeds Müller onderstelde, en door

1) Organologie des Auges, in Handbuch der gesammten Augenheilkunde, redigirt von Alfred Graefe und Theod. Saemisch, B. II, 1e. H. S. 162.

Leuckart bepaald wordt uitgesproken, de leeftijd van het dier in het spel is. Van een en ander getuigen ook de metingen, die wij op eenige schedels uit het Utrechtsche Museum verrichten :

NAMEN DER DIEREN.	Convergentie der orbitaalvlakken	
	naar Müller.	naar eigene meting.
<i>Simia satyrus</i> .	147°	175°
<i>Lemur mongoz</i> .	115°	—
<i>Lemur albifrons</i> .	—	88°
<i>Jacchus vulgaris</i> .	—	110°
<i>Hapale Jacchus</i> .	105°	—
<i>Canis lupus</i> .	116°	90°
<i>Felis leo</i> .	112°	135°
<i>Felis catus domesticus</i> .	105°	120°
<i>Halmaturus giganteus</i> .	47°	45°
<i>Cavia cobaya</i> .	46°	70°
<i>Lepus cuniculus</i> .	31°	40°
<i>Mus rattus (albus)</i> .	41°	—
<i>Mus musculus (albus)</i> .	41°	50°
<i>Elephas africanus</i> .	49°	65°
<i>Hippopotamus niger</i> .	79°	80°
<i>Camelus dromas</i> .	52°	50°
<i>Equus caballus</i> .	42½°	78°

Met deze uitkomsten kan men zich niet tevreden stellen. Al verklaart Joh. Müller, dat iedere methode, om de divergentie der oogen bij levende dieren te meten, veel onzekerder en moeilijker is, hebben wij gemeend het te moeten beproeven. Eveneens wenschten wij, in verband met de divergentie der oogassen, nog andere bepalingen te doen, waarvoor ons geen andere weg openstond. 1)

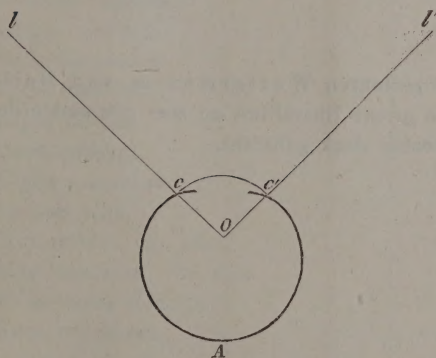
1) Door op hetzelfde individu den stand der gezichtassen te bepalen bij het leven en na den dood den hoek C te meten, zal men zich ook kunnen vergewissen, in hoeverre de onderstelling, waaryan Joh. Muller uitging, juist is.

Achtereenvolgens zullen de voor verschillende doeleinden aangewende methoden en de daarbij verkregen uitkomsten ter sprake komen.

I Wij vingen aan met het meten van den hoornvliesboog. Bij vele dieren levert het geen bezwaar, de richting der normaal te vinden op de beide hoornvlies-grenzen van den horizontalen meridiaan, en daarmee is die boog bekend. De methode berust daarop, dat een lichtstraal, die na reflexie tot de lichtbron terugkeert, met den krommingsstraal van het reflecteerende punt van den spiegel samenvalt. Zij geeft een middel aan de hand, om de richting der krommingsstralen van de cornea voor ieder punt harer oppervlakte te bepalen.

Fig. 1 stelt het onderzochte oog voor:

Fig. 1.



In l bevindt zich een gasvlam. Gebruikt men als brander een spits toeloopend glazen buisje, dan kan men door het onderste blauw gekleurde gedeelte der vlam het reflexiebeeld op het hoornvlies zeer wel onderscheiden.

Terwijl het waarge-

nomen oog in rust blijft, brengt men nu de vlam zoo ver naar buiten, tot het reflexie-beeld op de uiterste grens van het hoornvlies zichtbaar wordt. Gelijktijdig geschiedt hetzelfde door een tweeden waarnemer met een vlam, die zich in l' bevindt: $l c$ en $l' c'$ zijn dan de richtingen van de grensstralen van het hoornvlies in den

bedoelden meridiaan. De hoek, dien zij vormen, werd gevonden, door het oog met het krommingsmiddelpunt *o* zoo nauwkeurig mogelijk onder een zinklood te brengen, dat zich loodrecht boven het middelpunt der bewegelijke armen van Snellen's ophthalmotropometer bevond en de branders op de bewegelijke armen van het instrument te bevestigen.

Nam men rustige momenten waar, zoo werden op die wijze zeer overeenkomstige waarden verkregen. De afstand der vlammen van het oog was betrekkelijk groot, en de uitkomst dus nauwkeurig genoeg, al viel *o* niet volkomen samen met het middelpunt van den boog, waarop werd afgelezen. Naar deze methode werden bij den mensch en bij eenige dieren, deels in het physiologisch laboratorium, deels in de diergaarden van Amsterdam en Rotterdam 1), een zekere aantal bepalingen gedaan. Wij vonden:

1) Aan de Heeren Directeuren Westerman en van Bemmelen zij voor hunne groote liberaliteit en zeer gewaardeerde ondersteuning onze oprechte dank gebracht.

N A M E N.	Hoornvliesboog.	
	Rechter oog.	Linker oog.
Homo n°. 1.	86°	87°
„ „ 2.	78°	76°
„ „ 3.	84°	84°
„ „ 4.	80°	82°
„ „ 5.	78°	79°
„ „ 6.	74°	76°
Simia satyrus.	82° 6	82° 6
Semnopithecus entellus.	90°	90°
Cercopithecus fuliginosus.	82°	82°
„ callitrichus.	82°	82°
Inuus nemestrinus.	85°	85°
Macacus carbonarius.	82°	82°
Cynocephalus niger.	84°	84°
Macacus cynomolgus.	85°	85°
Jacchus vulgaris.	80°	80°
Lemur mongoz.	100°	100°
Felis domestica.	99°	95°
Canis familiaris.	100°	96°
Capra Hircus.	90°	90°
Cavia cobaya.	105°	107°
Lepus cuniculus.	112°	112°
Id. var. alba.	104°	102°
Mus rattus, var. alba.	110°	110°
Mus musculus, var. alba.	130°	125°
Halmaturus Benetti.	110°	110°
Rana temporaria.	107°	105°

In het algemeen zijn bij hetzelfde individu de bogen aan beide zijden gelijk. De meting kan met voldoende nauwkeurigheid geschieden: verschillen van 2°, als bij den mensch gezien worden, kunnen van minder scherpe begrenzing tusschen hoornvlies en sclera afhankelijk zijn; enkele bij dieren gevonden verschillen zijn wellicht aan beweging der oogen te wijten.

Uit deze bepalingen blijkt, dat de hoornvliesboog bij den mensch wel het kleinst is, namelijk 74° tot 86° , gemiddeld $80^{\circ}33$; dat hij bij de apen van 80° tot 90° , gemiddeld $83^{\circ}6$, bij halfapen (Lemur mongoz) reeds 100° bedraagt, bij de Ferae daarmede nagenoeg gelijk staat, en bij de knaagdieren van 105° tot 130° , gemiddeld tot $111^{\circ}7$, stijgt. Betrekkelijk klein werd hij bij *Capra Hircus* gevonden.

In hoeverre de hoornvliesboog beteekenis heeft voor de uitgestrektheid van het gezichtsveld, zullen wij later onderzoeken.

II. Bij de bepaling van den stand der oogen, gaan wij uit van de onderstelling, dat het hoornvlies symmetrisch is en zijne as in 't midden heeft. Dan mogen wij die as zoeken midden tusschen de beide grensstralen. Bij den mensch en bij het konijn bleek ons die onderstelling juist genoeg te zijn voor ons doel.

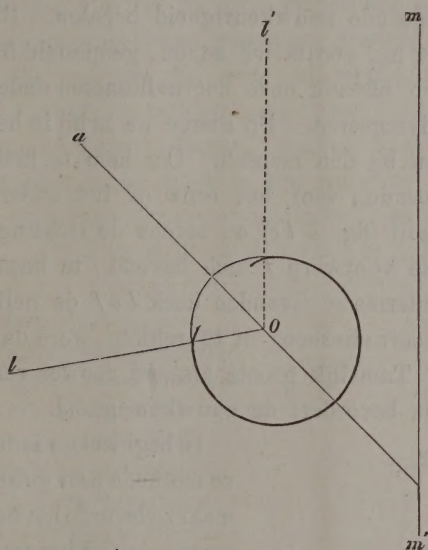
Sommige dieren nu, zooals konijn en kikvorsch, houden de oogen bijzonder rustig. Konijnen plaatsten wij in een kastje, waarboven de kop alléén uitstak, en zagen nu vaak in een kwartier uurs geen beweging hoe genaamd.

Bij deze dieren zou men den hoek tusschen de as van het hoornvlies en het mediaanvlak achtereenvolgens aan de beide zijden kunnen bepalen en met de som dier hoeken de divergentie der hoornvliesassen gevonden hebben. Bij dieren met meer bewegelijke oogen daarentegen moeten de bepalingen door twee waarnemers gelijktijdig op beide oogen geschieden.

Waar het mogelijk was, werd het hoofd, en daarmede het mediaanvlak, fig. 2 *m m'* bevestigd. Met den uitwendigen

arm van het werktuig werd dan de richting van den buitensten grensradius $l o$ bepaald en de binnenste arm $l'o$ evenwijdig gesteld aan $m m'$. Daarmede was de hoek $l o l'$

Fig. 2.



bekend, en men had daarvan slechts den halven hoornvliesboog $l o a$ af te trekken, om den hoek $a o l'$ te vinden, dat is: de hoek van de hoornvliesas $a o$ op het mediaanvlak. Dezelfde meting geschiedde gelijktijdig aan beide zijden. De som der gevonden hoeken leverde den divergentie-hoek der hoornvliesassen.

Op deze wijze vonden wij:

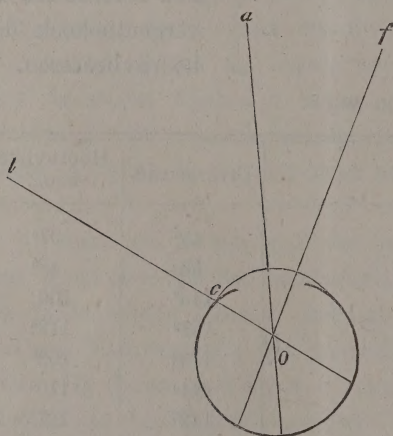
D I E R E N.	Divergentie.	Hoornvliesboog.
<i>Felis domestica</i> .	45°	97°
<i>Canis familiaris</i> .	56°	98°
<i>Cavia cobaya</i> .	140°	106
<i>Lepus cuniculus</i> .	153°	112°
„ var. alba.	170°	103°
<i>Mus rattus</i> , var. alba.	144°	110°
<i>Mus musculus</i> , var. alba.	142°	127°5
<i>Capra Hircus</i> .	90°	90°
<i>Rana temporaria</i> .	121°	106°

Wij maken hier voorloopig opmerkzaam, dat bij de

knaagdieren, met hunnen grooten hoornvliesboog, tevens de hoornvliesassen zeer sterk divergeeren.

III. Gelukte het de dieren te laten fixeeren, dan liet zich de hoek tusschen de gezichtslijn en de hoornvliesas, γ genoemd, met voldoende nauwkeurigheid bepalen. Bij den mensch bedraagt hij, zooals wij zagen, gemiddeld 5° , zoodat bij het zien op afstand onze hoornvliesassen onder een hoek van 10° divergeeren. Bij dieren nu is hij in het algemeen grooter dan bij den mensch. Om hem te kennen, was het voldoende, voor het eene of het andere oog een der grens-radii (fig. 3 $l c$) en tevens de richting, waarin het gefixeerde voorwerp f zich bevond, te bepalen. Door van den hiermede gevonden hoek $l o f$ de helft van den bekenden hoornvliesboog af te trekken, werd dan $\gamma = a o f$ gevonden. Tamelijk groote afstand zoowel van vlam als van lokspijs bevordert de nauwkeurigheid.

Fig. 3.



In beginsel nu is deze methode zeer goed; maar ze leverde het bezwaar, dat bij het aanwenden van den strabometer de meeste dieren niet tot fixeeren te brengen zijn. Een kleine hond alléén fixeerde goed, en bij dezen vonden we $\gamma = 26^\circ$. Wij moesten dus van 't gebruik van den strabometer afzien.

In plaats daarvan namen we een eenvoudige stift, waarvan twee draden uitgingen, een daarvan (fig. 3 $o l$) droeg een brander, de andere ($o f$) de lokspijs.

De stift werd dicht boven het eene oog, nagenoeg boven o , gehouden. Op het oogenblik nu, dat het dier blijkbaar fixeerde, werd de vlam in de richting gebracht van den buitensten grens-radius ($l c$), en op een graadboog, die met de stift verbonden was, werden de richtingen der beide gespannen draden afgelezen. Van dien hoek had men nu weder alleen den halven hoornvliesboog $l c a$ af te trekken, om hoek γ te vinden. Op een tal van kleinere dieren, welker kop tamelijk in rust te houden was, werd op die wijze de bepaling gedaan.

N A M E N D E R D I E R E N .	Hoek γ .
<i>Simia satyrus</i> .	5°8
<i>Semnopithecus entellus</i> .	15°
<i>Cercopithecus fuliginosus</i> .	6°
<i>Cercopithecus Callitrichus</i> .	6°
<i>Inuus nemestrinus</i> .	9°
<i>Macacus carbonarius</i> .	9°
<i>Macacus cynomolgus</i> .	7°
<i>Cynocephalus niger</i> .	13°
<i>Jacchus vulgaris</i> .	30°
<i>Lemur mongoz</i> .	15°
<i>Halmaturus Benetti</i> .	38°5

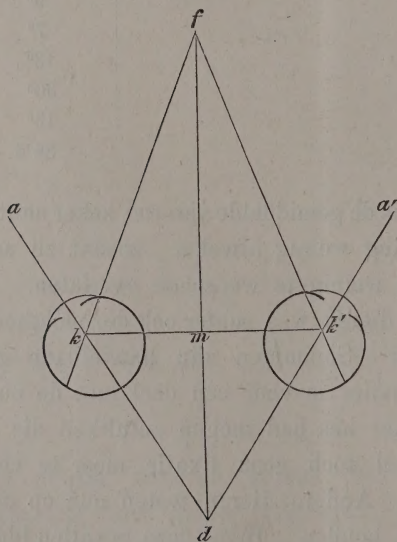
Elk dezer waarden is de gemiddelde van een zeker aantal metingen, die onderling weinig afweken, zoodat zij aan nauwkeurigheid zeker weinig te wenschen overlaten.

Bij een aantal van dieren was echter ook deze methode nog niet aanwendbaar. Sommigen zijn handelbaar genoeg; maar het hoornvlies is voor een deel met de oogleden bedekt, en, waar het had mogen gelukken die te ontblooten, zou hierbij toch geen fixatie meer te verkrijgen geweest zijn. Andere dieren weten ons op een eerbiedigen afstand te houden. In al deze gevallen bleef

ons geen ander middel over als het reflectie-beeld, door de vlam gezien, eenvoudig bij taxatie op het midden van het hoornvlies te brengen. Na eenige oefening gelukte dit met voldoende nauwkeurigheid, zooals bleek uit de vergelijking der resultaten voor gevallen, waarin beide methoden aanwendbaar waren. De laatste werd nu vooral toegepast bij groote zoogdieren, die duidelijk binoculair fixeerden. Bij deze kon nu ook de hoek γ bepaald worden. Waar de stift met de beide draden niet aanwendbaar was, werd de lokspijs, naar omstandigheden, op het 3-, 5- of 10-voudige van de onderlinge distantie der oogen gehouden, zoo goed mogelijk in het mediaanvlak, en de richtingen der normalen op het midden der corneae werden nu gelijktijdig bepaald, in den regel, terwijl de dieren duidelijk fixeerden.

In fig. 4 zijn k en k' de knooppunten der oogen, $f m d$

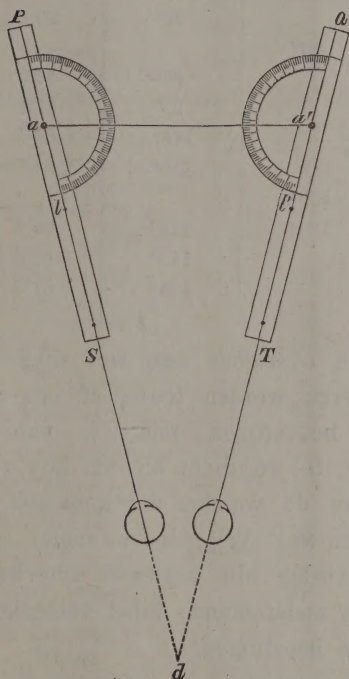
Fig. 4.



de doorsnede van het mediane vlak, km dus de halve onderlinge distantie van $k k'$. In f bevindt zich het gefixeerde voorwerp: dan is in den driehoek $k m f$, $km = \text{tg } k f m$. Bij gevolg daar km en mf meetbaar zijn, is de hoek $k f m$, zijnde de halve convergentiehoek der gezichtslijnen μ , bekend. En is de

divergentiehoek $a d a' = 2 \delta$ tevens bepaald, dan kent men γ , namelijk hoek $a k f = \mu + \delta$. Om bij groote dieren, die men niet konde naderen, dien hoek $a d a'$ te vinden, werden de branders l en l' (fig. 5) op twee houten latten P S en Q T bevestigd; a en a' werden

Fig. 5.



door een dun koord verbonden, dat bij a bevestigd was, bij a' door een opening in de lat liep en bij iederen stand der latten kon gespannen worden. Bij die spanning konden de hoeken $a a' d$ en $a' a d$ op de graadbogen worden afgelezen, die hunne middelpunten hadden in a en a' en wier nulpunten resp. met $a d$ en $a' d$ samenvielen.

Richt men nu de latten zoo, dat men, fixeerende door de vlammen, hare reflectiebeelden in het midden der resp. hoorn-

vliezen ziet, dan vindt men den divergentiehoek der hoornvliesassen $a d a'$, door de hoeken $a a' d$ en $a' a d$ (die tot denzelfden driehoek behooren als $a d a'$) van 180° af te trekken.

Naar deze methode verkregen wij:

DIEREN.	Halve divergentie-hoek		$\gamma = \delta + \mu.$
	δ' , zonder fixatie.	δ , met fixatie.	
Felis leo		31°	21°5
„ Tigris		20°	16°5
„ Leopardus.		29°	20°5
Canis lupus.	40°		
Ovis stertopygos.		95°	57°
Cervus dama.		96°	57°5
Camelus dromas.		120°	69°5
Auchenia Lama.		110°	64°5
Hippopotamus niger.	105°		
Equus caballus.	120°	112°	65°5
Equus Mulus.		112°	65°5
Elephas africanus.		104°	61°5

Deze methode, die ons overigens zeer wel voldeed, kon niet bij zooveel dieren worden toegepast, als wij gewenscht hadden. Met het stijgen, namelijk, van δ , komt de koord $a a'$ (fig. 5.) te dicht bij den kop van het dier, en soms treden de wanden der kooi ook al vroeger belemmerend in den weg. Wij gelooven echter, dat men door oefening en overleg alle bezwaren zou kunnen te boven komen. In onderstaande tabel vereenigen wij al de door ons gedane bepalingen.

NAMEN DER DIERSOORTEN.	(180°—2γ'p)		Cornea-boog.	Divergentie		Relatieve afstand van t fixatie-punt.	γ	γ'
	Schedelmeting			=2γ',	met			
	Joh. M.	de onze.		fixatie.				
Homo.					10°	∞	5	
Simia satyrus.	147°	175°	82°6		7°6	20	5°8	
Semnopithecus entellus			90		24	15	15	
Cercopithecus fuliginosus.			82		6	15	6	
" callitrichus.			82		6	15	6	
Inuus nemestrinus.			85		12	15	9	
Macacus cynomolgus.			85		8	15	7	
" carbonarius.			82		12	15	9	
Cynocephalus niger.			84		20	15	13	
" Mormon.	155							
Hapale jacchus.	105							
Jacchus vulgaris.		110	80		54	15	30	
Lemur mongoz.	115		100		24	15	15	
" albifrons.		88						
Felis leo.	112	135			31	10	21.5	
" Tigris.					20	10	16.5	
" Leopardus.		65			20	10	20.5	
" domestica.	105	120	97	45°				22°5
Canis lupus.	70	90		40				20
" familiaris.	88		98	56	40	5	26	28
Ovis Aries.	130							
" stertopygos.					95	3	57	
Capra Hircus.		140	90	90	98			45
Cervus dama.	137				96	3	57.5	
Camelus dromas.	52	50			120	3	69.5	
Auchenia Lama.		120			110	3	64.5	
Hippotamus niger.	79	80		105				52.5
Equus caballus.	42.5	78		120	112	3	65.5	60
" Mulus.					112	3	65.5	
Elephas africanus.	49	65			104	10	61.5	
Mus musculus. var. alba.	41	50	127.5	142				71
Mus rattus var. alba.	41		110	144				72
Cavia cobaya.	46	70	106	140				70
Lepus cuniculus.	31	40	112	153				76.5
" " var. alba.			104	170				85
Halmaturus giganteus.	45	47						
" Benetti.			110	71				35.5
Rana temporaria.			106	121				60.5

De eerste kolom der tabel vereenigt de door Joh. Müller en de door ons bepaalde hoeken van conver-

gentie van de vlakken der oogkuilsranden. Loodrecht op die vlakken worden ondersteld de hoornvliesassen te staan. Met de divergentie der hoornvliesassen $= 2\gamma'$ zou de hoek dan 180° moeten bedragen.

De tweede kolom is de uit grens-radii afgeleide cornea-boog in den horizontalen meridiaan.

De derde kolom geeft de divergentie der hoornvliesassen, zonder fixatie en met fixatie. Waar fixatie bestond, waren de oogen gericht op een punt, dat in het mediaanvlak lag, bij den mensch alléén op oneindigen, bij alle overige dieren op eindigen afstand, die in kolom 4 is aangegeven: de cijfers drukken dien afstand uit als veelvouden van de onderlinge afstanden der oogen bij het onderzochte dier. Hieruit laat zich nu de hoek berekenen tusschen hoornvliesas en gezichtslijn. Bij den mensch is hij gelijk aan den halven divergentie-hoek. Bij dieren moet de halve convergentie-hoek der gezichtslijnen, waarbij de divergentie der hoornvliesassen bepaald werd, er worden bijgevoegd: bij een convergentie op 15-malige onderlinge distantie der oogen bedraagt de convergentie-hoek 6° . Wij vinden dus bij den mensch $\gamma = \frac{10}{2}$, bij *Semnopithecus entellus* $\gamma = \frac{24}{2} + \frac{6}{2} = 15$. Op deze wijze zijn al de waarden van γ in de tabel berekend. — Waar geen fixatie te verkrijgen was, onderstellen wij, dat de gezichtslijnen evenwijdig zijn, in zooverre bij deze dieren van gezichtslijnen mag sprake wezen. De halve divergentie-hoek is dan, evenals bij den mensch, de hoek tusschen hoornvliesas en gezichtslijn. Bij de onzekerheid, of de gezichtslijnen bij de bepaling wel evenwijdig waren, hebben wij gemeend dien hoek als γ' van γ te moeten onderscheiden. Enkele malen werd de divergentie der hoornvliesassen met en zonder bekende fixatie bepaald, en lieten zich dus γ en γ' beiden

berekenen. Bij *Canis familiaris* zijn zij genoegzaam gelijk, maar wijzen in den toestand van rust een kleine divergentie aan, zooals bij den mensch ook wel voorkomt; bij het paard daarentegen, waar γ kleiner is dan γ' , een zekere convergentie, die wellicht voorbijgaande was.

Alvorens te onderzoeken, wat uit de gedane bepalingen ten aanzien van het gezichtsveld is af te leiden, hebben wij naar de beteekenis te vragen van den cornea-boog. Het is klaar, dat de hoek met de hoornvlietas, waaronder men de cornea nog ziet en ook nog stralen haar zullen binnendringen, van dien boog afhankelijk is. De onderstelling ligt dus voor de hand, dat met de grootte van dien boog het gezichtsveld zich verder uitbreidt. Wij weten, dat bij den mensch de halve hoornvliesboog slechts 40° bedraagt, en dat het gezichtsveld naar buiten zich 95° , dus 55° verder uitstrekt dan de buitenste grensradius van het hoornvlies. Bij *Mus musculus* stijgt de hoornvliesboog tot $127^\circ.5$. Zou men nu mogen aannemen, dat, evenals deze boog, het gezichtsveld zich bijna 24° verder van de hoornvlietas uitstrekt dan bij den mensch? De bouw van het oog moet hierop het antwoord geven. Men zal moeten onderzoeken, onder welken hoek met de hoornvlietas nog beelden op het netvlies gevormd worden. Dit nu is alhier voor weinige jaren geschied voor het geïsoleerde konijnoog door de Heeren Landolt en Nuël 1). Bij het konijn bedraagt de cornea-boog gemiddeld 108° , dus 28° meer dan bij den mensch; en is de onderstelling juist, dan zou dus het gezichtsveld zich tot $95^\circ + 14^\circ = 109^\circ$ van de hoornvlietas

1) Onderz. 3^o Serie D. III. blz. 5.

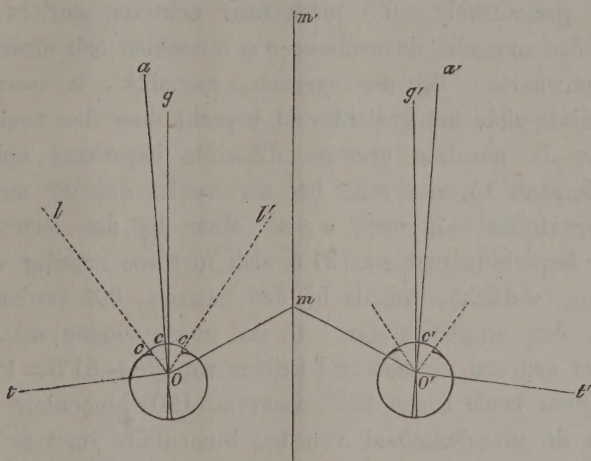
moeten uitstrekken. Landolt en Nuel vonden evenwel, dat de beelden, die door de sclerotica heenschmeren, „wanneer de as van het oog volkomen verticaal is en het „pupilvlak iets hooger staat dan de vlammen, — derhalve „bij het invallen van het licht onder een hoek van 90° met „de as, — zeer peripherisch, ongeveer in de streek der ora „serrata, gelegen zijn.” Hieruit mag men afleiden, dat onder een hoek van meer dan 95° bij het konijn wel geen netvliesbeelden meer gevormd worden, en dáár wordt ook, bij den mensch zoowel voor het gezichtsveld als voor de doorschemerende sclerotica-beelden, de grens gevonden 1). Het is zeker wenschelijk, dat bij een grooter aantal dieren de betrekking tusschen den hoornvliesboog en de uitgebreidheid van het gezichtsveld onderzocht wordt; maar na de negatieve uitkomst, voor het konijn verkregen, moeten wij dien boog voorshands buiten rekening laten. Is hij voor de grootte van het gezichtsveld werkelijk zonder gewicht, dan zal toch het resultaat zijn, dat de peripherische deelen van het netvlies bij grootere corneabogen, coeteris paribus, meer licht door de pupil ontvangen.

De grootte van den hoornvliesboog dus ter zijde latende, willen wij thans nagaan, wat uit de gedane metingen ten opzichte van het gezichtsveld bij dieren is af te leiden. Wij gaan daarbij uit van het gezichtsveld bij den mensch, dat door het onderzoek met den perimeter op meer directe wijze bepaald is. Fig. 6 stelt zijn gezichtsveld voor in den horizontalen meridiaan bij het zien op oneindigen afstand. De gezichtslijnen *go* en

1) Vergelijk boven bldz. 341 Donders. De grenzen van het gezichtsveld in verband met die van het netvlies.

$g o'$ zijn evenwijdig, de hoornvliesassen, $a c$ en $a' c'$ vormen, nagenoeg in o , met de gezichtslijnen een hoek

Fig. 6.



van 5° , en divergeeren dus onder 10° ; $l o$ en $l' o'$ zijn de grens-radii der cornea, aan iedere zijde een hoek van 40° met $a o$ vormende; $t o$ en $t' o'$ zijn de temporale, $m o$ en $m o'$ de mediane grenslijnen van 't gezichtsveld. Zij vormen resp. hoeken van 95° en 65° met de hoornvliesas, zoodat het monoculaire gezichtsveld zich in horizontale richting over 160° uitstrekt, waarvan naar iedere zijde 60° (hoek $g o m$) samenvallen, zoodat het binoculaire gezichtsveld, hoek $g o m$ en hoek $g' o' m'$, 120° bedraagt.

Het verschil tusschen het gezichtsveld van den mensch en van fixeerende dieren is vooral afhankelijk van hoek γ . Bij den mensch is die kleiner dan bij eenig dier; maar *Simia satyrus* en *Cercopithecus* volgen hem toch op den voet. Bij *Lemur mongoz*, een half-aap, is γ reeds $= 15^\circ$; bij *Felis leo* stijgt hij tot $21^\circ 5'$. Met het toenemen van γ worden de monoculaire gezichtsvelden groo-

ter, strekken zich temporaalwaarts verder uit en kunnen te gelijker tijd zich nog voor een goed deel binoculair bedekken. Bij den leeuw is de temporale grens *ot* van het gezichtsveld $16^{\circ}5$ meer naar achteren gericht dan bij den mensch, de mediane *om* misschien ook meer mediaanwaarts. Bij den mensch, namelijk, is naar de mediaan-zijde het gezichtsveld beperkt door den neus, en daar de absolute grenzen diezelfde beperking hebben ondergaan 1), zoo reikt het niet verder dan 65° met de hoornvliesas, als hoek *aom*. Maar bij den leeuw zal die beperking met $\gamma = 21^{\circ}5$ zich niet zoo spoedig voordoen, wellicht, evenals bij den mensch, 60° verder reiken dan de gezichtslijn. In dat geval zouden wij voor ieder oog een gezichtsveld krijgen van $95^{\circ} + 81^{\circ}5 = 176^{\circ}5$, en voor beide oogen 233° , waarvan 120° binoculair zien. Om de uitgebreidheid van het binoculaire juist te kennen, zouden we moeten weten, onder welken hoek de omringende deelen der orbita het gezichtsveld afsnijden.

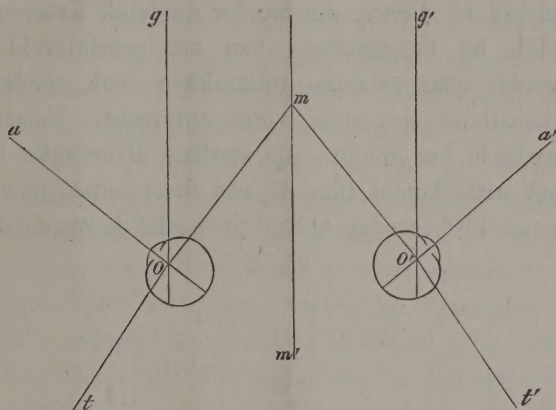
Blijkbaar ligt het gezichtsveld bij de apen tusschen dat bij den mensch en bij de halfapen. Is bij *Jacchus vulgaris* γ bijzonder groot, wij weten, dat de kleine *Hapalini* met hunne 32 tanden en kleine klauwvormige nagels een eigen groep van dieren vormen, die ook in hunne levenswijze, vooral in de wijze om zich op de takken der boomen te bewegen, meer met de eekhoorns dan met de overige apen overeenstemmen.

Verwijderen wij ons verder van den mensch, dan strekt zich het gezichtsveld meer en meer naar achteren uit en gaat zeker wel een deel van het binoculaire verloren. Nemen wij, als voorbeeld, dat van den *Elephas africanus* fig. 7. Hier bedraagt hoek *aog* of γ $61^{\circ}5$, en toch schijnt

1) Verg. boven Onderzoekingen. bl. 332.

aan fixatie niet te twijfelen. Stellen wij de temporaalgrens ot weder op 95° met ao , dan blijft die grens naar achteren slechts $180^\circ - (95^\circ + 61^\circ 5') = 23^\circ 5'$ van het

Fig. 7.

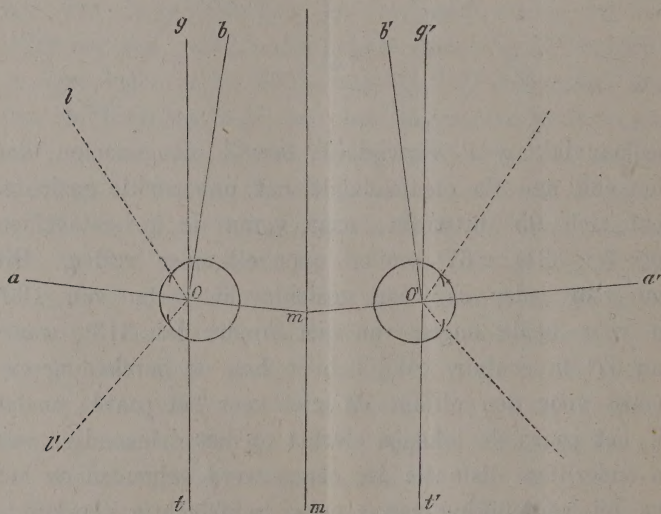


mediaanvlak $m m'$ verwijderd, terwijl, aangenomen, dat hier ook aan de mediaanzijde het onbeperkte gezichtsveld zich 95° uitstrekt, naar voren de gezichtsvelden nog $2 \times 33^\circ 5' = 67^\circ$ zouden over elkander vallen. Dit zou voor ieder oog een gezichtsveld geven van 190° en voor beide oogen van niet minder dan 313° , waarvan 67° binoculair. Wij hebben hier de berekening gemaakt voor den olifant en niet voor het paard, omdat bij het paard de lokspijs slechts op het drievoudige van de onderlinge distantie der oogen werd gehouden en het ons bij vergelijking van γ en γ' twijfelachtig voorkomt, of het paard wel voldoende convergeerde. Zonder fixatie werd de divergentie 120° , met fixatie 112° gevonden: blijkbaar is er dus eenige convergentie ontstaan, maar eene zeer geringe, van niet meer dan 4° voor ieder oog, en dit is zeker ontoereikend, om op den geringen afstand der lokspijs te fixeeren. Wij vinden dan ook bij de

berekening γ' kleiner dan γ , waaruit zou volgen, dat bij het gewone zien, zonder bepaalde fixatie, reeds een convergentie zou hebben bestaan, wat mogelijk, maar toch niet zeer waarschijnlijk is.

Eindelijk bij dieren, die minder duidelijk fixeeren, bepaaldelijk bij knaagdieren, kan het gezichtsveld zich nog verder naar achteren uitstrekken, ook zonder dat het binoculaire zien naar voren ontbreekt. Nemen wij als voorbeeld het konijn. De sterkste divergentie levert ons het witte konijn (fig. 8), een divergentie, namelijk, $a m a'$ van 170° , zoodat, aangenomen, dat de gezichtslijnen

Fig. 8.



$g o$ en $g' o'$ recht naar voren gericht zijn, ze daarmede een hoek γ vormen $a o g$ van 85° ,—in het gezichtsveld naar voren nog $2 \times 10^\circ = 20^\circ$ ($g o b + g' o' b'$) binoculair zien zou mogelijk blijven en naar achteren de gezichtsveldsgrenzen der beide oogen $o t$ en $o' t'$ evenwijdig aan het mediane vlak $m m'$ zouden loopen. Wij zijn hier dus op

de grens aangekomen, waar ook naar achteren binoculair zien zou kunnen beginnen, bij buitenwaartsche beweging der oogen wellicht voorhanden is. Deze voorstelling omtrent het gezichtsveld bij het witte konijn berust op des te vasteren grondslag, omdat, zooals boven werd vermeld, juist bij het genoemde dier het doorschemeren der netvliesbeelden tot op 95° van de hoornvliesas is waargenomen.

Onderzoekingen, als de hier medegedeelde, werden door Prof. Donders vooral verlangd, om een nader inzicht te verkrijgen in de ontwikkeling van het binoculaire zien. Wat wij konden mededeelen is echter nog te fragmentair, om ons in vele beschouwingen daaromtrent te mogen verdiepen. De overgangs-vormen bij zoogdieren liggen evenwel reeds tamelijk klaar voor oogen. Bij den meest zijdelingschen stand der oogen ziet het dier nog recht voor zich uit, en wel tot op betrekkelijk geringen afstand van de oogen, op grooteren afstand dus zelfs binoculair. Wordt in de opklimmende reeks de divergentie der hoornvliesassen geringer, dan verliest het gezichtsveld naar achteren en breidt zich naar voren binoculair uit. Hiermede wordt ook het binoculair fixeeren duidelijker en duidelijker en de fixeerende netvliespunten naderen meer tot het midden van het netvlies. Bij den mensch en bij de anthropoiden zijn zij zelfs weinig van het midden verwijderd en karakteriseeren zij zich als gele vlek met fovea centralis. Alleen bij sterke myopen kunnen zij het midden werkelijk bereiken, waarmede $\gamma = 0$ wordt.

Ons eerste streven zal nu moeten zijn, nauwkeurig te onderzoeken, of op de plaats, waar het beeld van het gefixeerde voorwerp komt te liggen, het netvlies zich door bijzonderen bouw onderscheidt. Dat dit niet alleen bij den mensch en bij de apen, maar ook bij verschillende Sauri, bij de schildpad, de krokodil en verwante dieren

werd gezien, vindt men reeds bij Joh. Müller opgeteekend; maar bij de latere onderzoekingen over het netvlies heeft dit punt te weinig de aandacht getrokken. Onze bepalingen van γ geven een aanwijzing, in welk gedeelte van het netvlies men vooral zal te zoeken hebben.

Verrassend was de ontdekking van Heinrich Müller, dat bij sommige vogels twee punten van direct zien op het netvlies voorkomen, het eene blijkbaar voor monoculair, het andere voor binoculair zien. In verband hiermede zou het belangrijk zijn, ook bij reeksen van vogels den stand der oogen naar onze of naar betere methoden te bepalen.

Eindelijk moet de leer van het gezichtsveld gecompleteerd worden met een onderzoek over de bewegingen der oogen bij dieren, — een moeilijke, maar zeker hoogst dankbare studie, waaromtrent wij slechts eenige geïsoleerde feiten hebben verzameld, die wij meenen voorshands te moeten achterhouden.

Op de vraag, in hoeverre men uit de helling van het vlak der oogkuilsranden tot die der hoornvliesassen kan besluiten, zouden de in de tabellen vermelde uitkomsten wel gelegenheid geven terug te komen. Prof. Donders deelt ons echter mede, dat hij dergelijke metingen naar een gewijzigde methode op grooter schaal wenscht uit te breiden, ook op schedels van verschillende menschenrassen, en waarschijnlijk mogen wij dus hieromtrent eene mededeeling van zijne hand te gemoet zien.

Wellcome Library



Fig. 1.

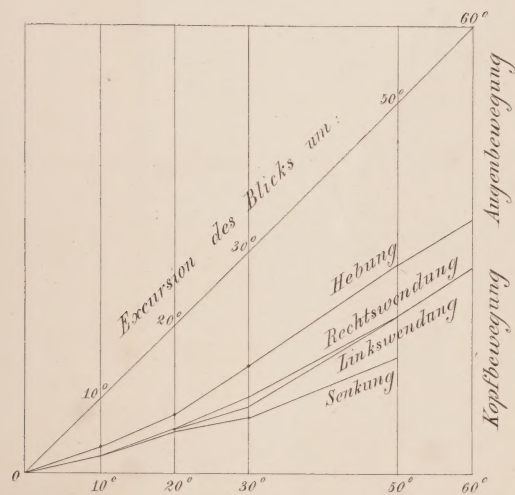


Fig. 3.

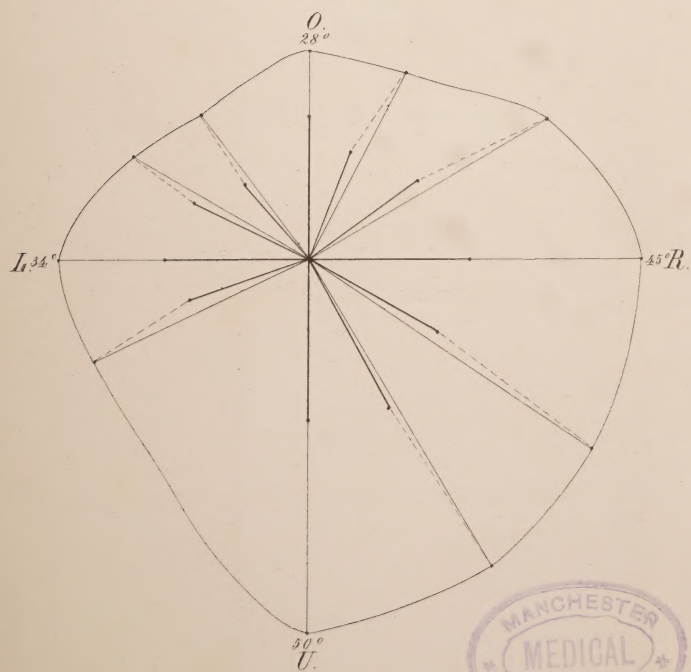


Fig. 2.

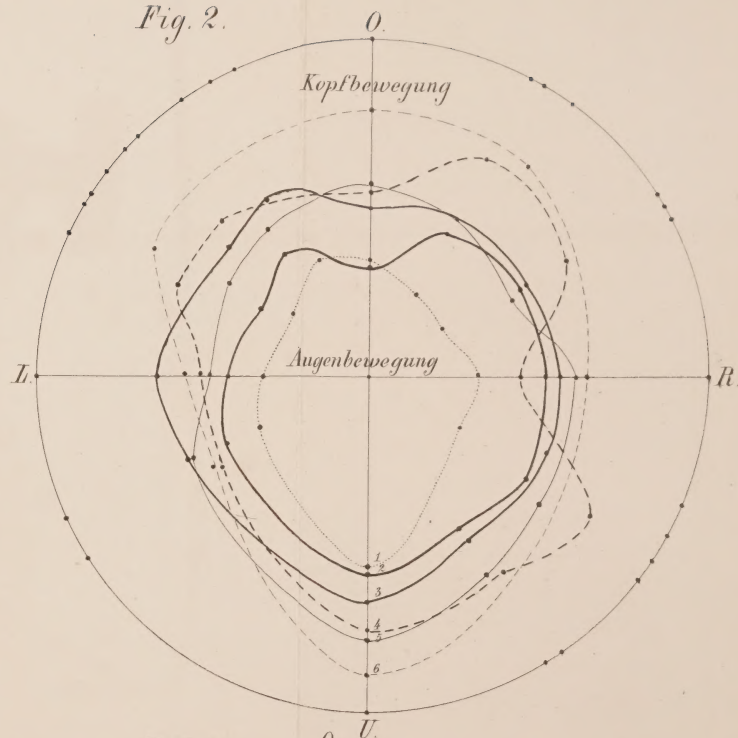
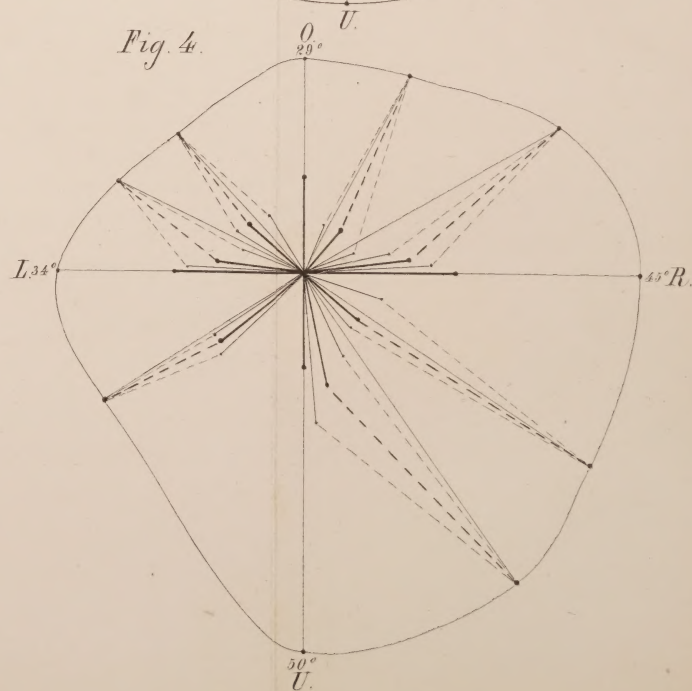
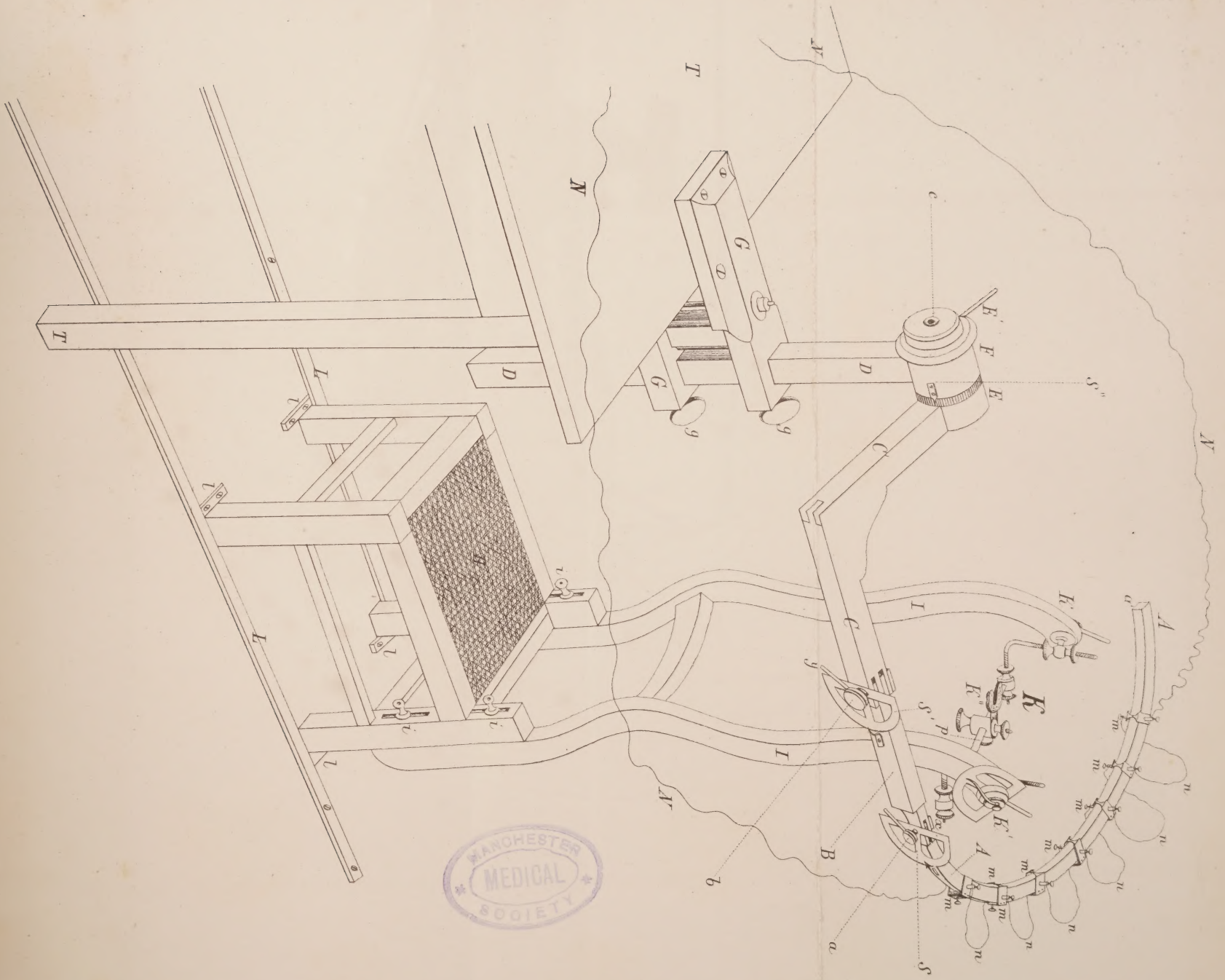
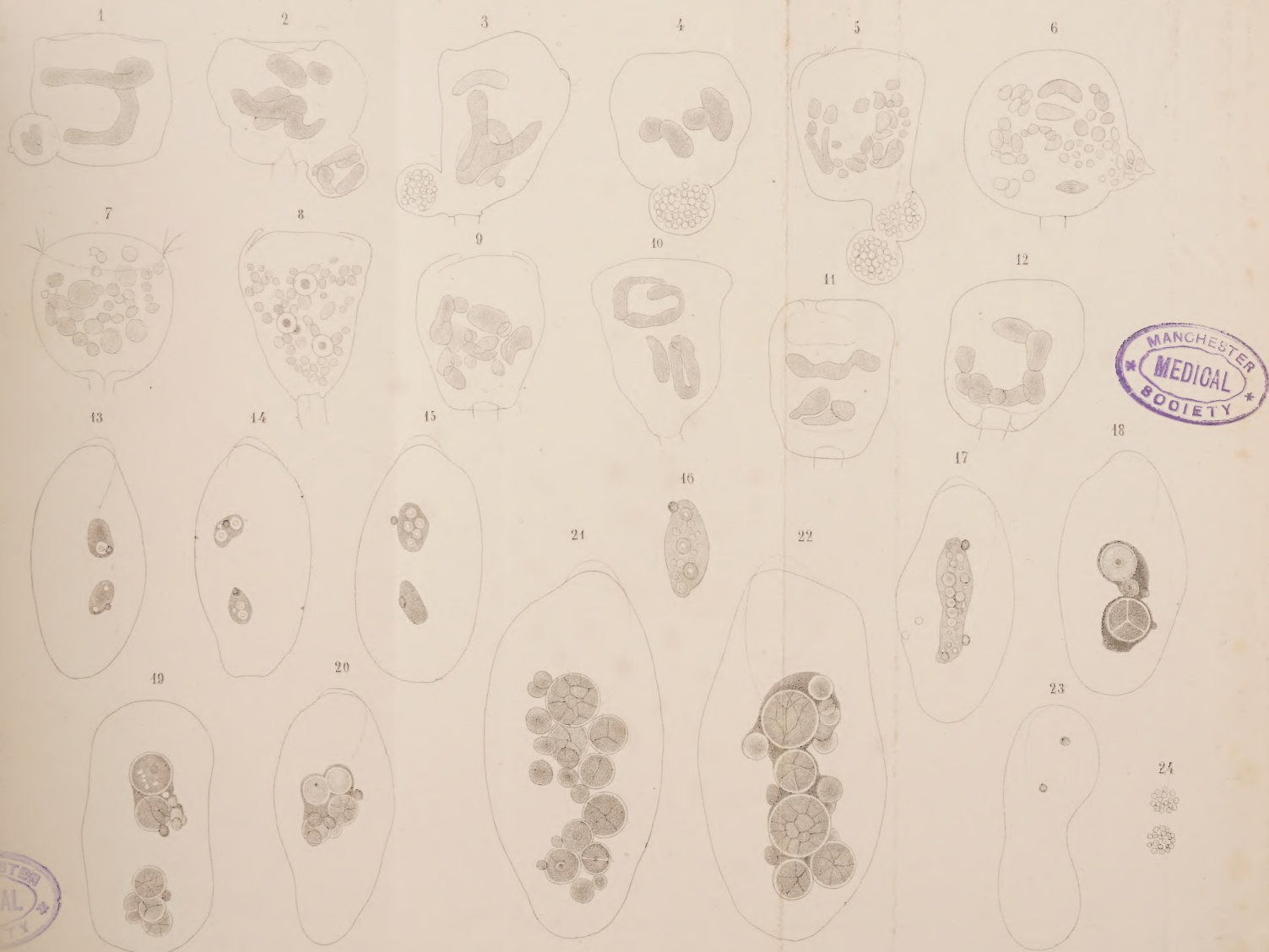


Fig. 4.









Dup.
N. N. S.



✓
4 plates at end

T.T.D.

